Katalog Oberösterr. Landesmuseums 122,
zugleich Linzer Biol. Beiträge 16/1, 3—44, 12.4.1984

Zwiebeln — versteckte Vielfalt in einfacher Form

F. Speta, Linz

Zwiebelgewächse erwecken in mancher Hinsicht unsere Aufmerksamkeit. Arten, die nach monatelangem Frost im zeitigen Frühjahr bereits ihre Blüten entwickeln oder nach langer Trockenzeit und sengender Hitze unvermittelt inmitten verdorrter Pflanzen ihre Blüten entfalten, beeindrucken uns besonders. Manche verschwinden genauso schnell, wie sie gekommen sind. Diese überraschende Blütenpracht hat ihnen einen sicheren Platz in unseren Gärten und Parkanlagen verschafft. Hier wetteifern nach der Schneeschmelze *Scilla, Puschkinia, Ornithogalum, Hyacinthus, Gagea, Erythronium, Galanthus, Fritillaria* und *Leucojum* um die Gunst der Besucher. Der Reigen wird von *Narcissus, Muscari, Lilium, Tulipa* und *Allium* bis in den Sommer hinein fortgeführt und klingt im Herbst im *Prospero, Barnardia, Sternbergia* und abermals *Galanthus* und *Leucojum* aus.

Aber auch unsere oberösterreichische Heimat kann mit einer Anzahl Zwiebelpflanzen aufwarten. In den Auen von Donau, Traun und Inn wachsen Unmengen von Schneeglöckchen (*Galanthus nivalis*), Blausternchen (*Scilla bifolia, S. drunensis*) und Gelbsternchen (*Gagea lutea*). Durch rücksichtslosen Kraftwerksbau, Kultivierungsmaßnahmen, Anlegen von Schottergruben usw. sind ihre Vorkommen allerdings bereits stark dezimiert. An geeigneten Standorten finden sich im ganzen Land Frühlingsknotenblumen (*Leucojum vernum*). Weniger Beachtung finden die Milchsterne (*Ornithogalum umbellatum*-Aggregat), vielleicht, weil sie nicht ganz zu den ersten Blühern zählen. Der Türkenbund (*Lilium martagon*) und die Feuerlilie (*Lilium bulbiferum*) lösen hingegen allgemein Begeisterung aus. Eine Rarität ist heute schon die Schopfhyacinthe (*Muscari comosum*). Die acht wildwachsenden Lauch-Arten (SPETA 1984 b) werden mit Ausnahme des Bärlauchs (*A. ursinum*) und des Schnittlauchs (*A. schoenoprasum* subsp. *sibiricum*) meist übersehen.

Zwiebelpflanzen erfreuen aber nicht nur das Auge, manche dienen als Nahrungsmittel oder werden zumindest als Gewürz gebraucht: Küchenzwiebel (*Allium cepa*), Schalotte (*A. ascalonicum*), Porree (*A. porrum*), Winterzwiebel (*A. fistulosum*), Schnittlauch (*A. schoenoprasum*) und der Knoblauch (*A. sativum*) sind aus unseren Küchen nicht wegzudenken. Sie werden seit undenklichen Zeiten kultiviert. In Asien werden weiters *Allium tuberosum, A. altaicum, A. scorodoprasum* usw. gezogen. Ursprünglich sind wohl weitaus mehr Arten auf dem Speisezettel gestanden, besonders bei Völkern, die in Gebieten leben, die viele Zwiebelgewächse beherbergen. So sind heute noch, wie im Altertum, in Griechenland die rosa Zwiebeln von *Muscari comosum* eine beliebte Speise. Beim Hirtendichter Theokrit finden wir die "volvoi", wie diese Zwiebeln noch heute heißen, neben Schnecken und einem guten Tropfen als Bestandteil eines ländlichen Mahles (BAUMANN 1982). Sie waren aber nicht nur als schmack- und nahrhaftes Gemüse bekannt. Es wurden ihnen auch diuretische Eigenschaften zugeschrieben. In Japan werden Zwiebeln von *Lilium* gegessen (GROVE 1931). Die Indianer Nordamerikas rösteten *Camassia*-Zwiebeln. Und alleine der Name *Tulipa edulis* deutet auf ihre Verwendung hin.

Einige Zwiebelpflanzen haben auch Bedeutung als Heilmittel. Vom Knoblauch (*Allium sativum*) werden wahre Wunderdinge berichtet. Er wird als Bakterio- und Mykostatikum, Carminativum, Hypotonikum, Antirheumatikum und Vermifugum verwendet (KONVIČKA 1983). Die Meerzwiebel (*Urginea maritima*-Aggregat) ist seit der Zeit der alten Ägypter als Heilmittel in Gebrauch. Sie enthält unter anderem herzwirksame Bufodienolide (NAIDIS 1982; SPETA 1980). Einige Milchsterne (*Ornithogalum umbellatum* Agg., *O. boucheanum, O. balansae* usw.) enthalten herzaktive Cardenolide (GHANNAMY 1983). Viele Zwiebelpflanzen sind als sehr giftig bekannt. Meist sind Alkaloide die Ursache. Unter den vielen schwer toxischen der Amaryllidaceen findet sich z.B. beim Schneeglöckchen (*Galanthus*) eines, das pharmazeutisch verwendet wird (ZEYBEK 1983). *Barnardia*-Arten enthalten Homoisoflavonone, die in China gegen Lungenleiden verwendet werden. Gewiß ist auf dem Gebiet der Heilkunde noch einiges mehr von den Zwiebelpflanzen zu berichten und noch mehr zu erwarten.

Ihr unvermutetes Erscheinen, ihre Schönheit und nicht zuletzt der regelmäßige Bau der Zwiebeln hat die Menschen seit alters her beschäftigt und beflügelt. Die Meerzwiebel z.B. galt im Altertum als Universalmittel gegen böse Geister und wird noch heute als Amulett über der Haustüre aufgehängt. Die Königspaläste von Knossos und die unter der Vulkanasche begrabenen Häuser von Thera schmückten Lilienfresken. Als Vorbilder können *Lilium candidum* und *Pancratium maritimum* gedeutet werden. Die Lilie hat kultische Bedeutung seit ältester Zeit (BAUMANN 1982). In der religiösen und profanen Literatur, der darstellenden Kunst, der Volkskunst und der Welt der Märchen und Mythen treffen wir in den verschiedensten Zusammenhängen immer wieder auf Zwiebelpflanzen (DIMT 1984). Es verwundert daher nicht, daß ihnen in größerer Zahl Bücher gewidmet wurden. In erster Linie wurden sie für Gartenfreunde geschaffen (CROCKETT 1977; GREY-WILSON & MATHEW 1981; GRUNERT 1980; MATHEW 1973, 1978; PHILLIPS & RIX 1983; PRISZTER 1974; SCHACHT 1955 u.v.a.). Seltener stellen sie wissenschaftliche Ergebnisse vor (REES 1972; PATE & DIXON 1982). Schon den Titeln dieser Werke ist meist zu entnehmen, daß eine scharfe Trennung in Zwiebel-, Knollen und diverse Rhizom- und Rübenpflanzen nicht angestrebt wurde. Und nicht selten sind verwirrende Verwechslungen dieser morphologischen Speichertypen anzutreffen.

Mit Hilfe einer neuen, einfachen Methode zur Untersuchung von Zwiebelpflanzen ist es nicht nur möglich, Zwiebeln als solche zu erkennen, sondern es öffnet sich auch die Tür zu einer ungeahnten Vielfalt, die Zwiebelfreunde wie Systematiker gleichermaßen begeistern wird.

Unterirdische Speicherorgane

Viele Pflanzen aus den verschiedensten Familien haben unterirdische Überdauerungsorgane entwickelt. Es dürfte daher nützlich sein, diese unterirdischen Speicherorgane in aller Kürze etwas aufzugliedern. LICHT (1983) hat sich der Mühe unterzogen, eine Übersicht über die verschiedenen unterirdischen Sproßachsen und ihre Benennung zu schaffen. Ihr sind jene Sproßtypen der Geokormen entnommen, deren Internodien gestaucht und dick sind, die großes Speichervermögen zeigen und nicht oder nur langsam wandern.

1) Mittelstock (= Mesokormus; darunter fallen Vertikalrhizome; Dauerknollen, wie z.B. Hypokotylknollen; unterirdischer Dickstamm).
Die Hauptachse wächst orthotrop, ist ausdauernd und unverzweigt. Die gestauchte, unterirdische Sproßbasis dient der Stoffspeicherung und bringt jährlich Erneuerungstriebe hervor. Der Mittelstock ist in seiner Gesamtheit mehrjährig, doch sterben seine älteren Partien sukzessive ab. Beispiele für Dauerknollen (Hypokotylknollen): *Eranthis hyemalis, Corydalis cava;* für Vertikalrhizome: *Cicuta virosa, Succisa pratensis, Plantago major.* Ein verholzter Mesokormus wird auch Xylopodium genannt. "Sekundäre Mittelstöcke" entstehen, wenn die verdickte Aufrichtungsstelle unterirdischer Ausläufer zu einem (mehrjährigen) Speicherstock auswächst (z.B. *Valeriana officinalis, Tussilago farfara, Convallaria majalis*).

2) Folgeknolle (Kormus)
Die Hauptachse wächst orthotrop bis plagiotrop, ist ausdauernd und unverzweigt. Die Reservestoffe der unterirdischen Stammbasis werden jährlich bei der Blütenbildung aufgebraucht. Wenn die Basis des Erneuerungstriebes zum einjährigen Speicherorgan wird, wird sie Folgeknolle genannt. Beispiele: *Crocus* (Abb. 1 b, c), *Gladiolus* (Abb. 1 d), *Colchicum* (Abb. 1 a, 2). Einen Übergang zwischen echten und Folgeknollen scheinen die "Rhizomknollen" mancher Araceen oder der Iridacee *Hermodactylus tuberosus* darzustellen. Doch handelt es sich um essentielle Hauptachsen, die zumindest teilweise Laubblätter tragen und sproßbürtig bewurzelt sind, sodaß sie trotz ihres oft plagiotropen Wuchses zu den Folgeknollen zu stellen sind.

3) Echtes Rhizom
Unterirdische plagiotrope, mehrjährige Hauptachsen mit Schuppenblättern und gestauchten Internodien, die Nährstoffe speichern, sind echte Rhizome. Sie sind stets homorrhiz bewurzelt. In typischer Form sind sie nur bei *Polygonatum, Euphorbia dulcis, Scrophularia nodosa* ausgebildet. *Anemone nemorosa* weicht insofern etwas ab, weil von der Rhizomachse auch Laubblätter gebildet werden. Das Rosettenrhizom ist schließlich ein Rhizom, das $\pm$ diageotrop ist und über der Erde eine Blattrosette entwickelt. Beispiele: *Hieracium sylvaticum, Alchemilla vulgaris.*

4) Unterirdische Sproßknolle
Speichernde, mit Schuppenblättern besetzte Knollen an unterirdischen, plagiotrop orientierten Seitensprossen mit einjähriger Funktionsdauer. Sie sind im typischen Fall stets in Mehrzahl vorhanden. Echte Knollen tragen niemals normale Laubblätter. Die Knolle kann ohne plagiotropen Ausläufer direkt an der Mutterpflanze ansitzen. Beispiele: *Solanum tuberosum, Stachys palustris.*

5) Zwiebel
Von allen vorhin behandelten Geokormen ist die Zwiebel durch ihre speichernden Blätter deutlich verschieden. Die dicke, orthotrope Hauptachse ist extrem gestaucht, mit Wurzeln besetzt und weist geringes Speichervermögen auf.

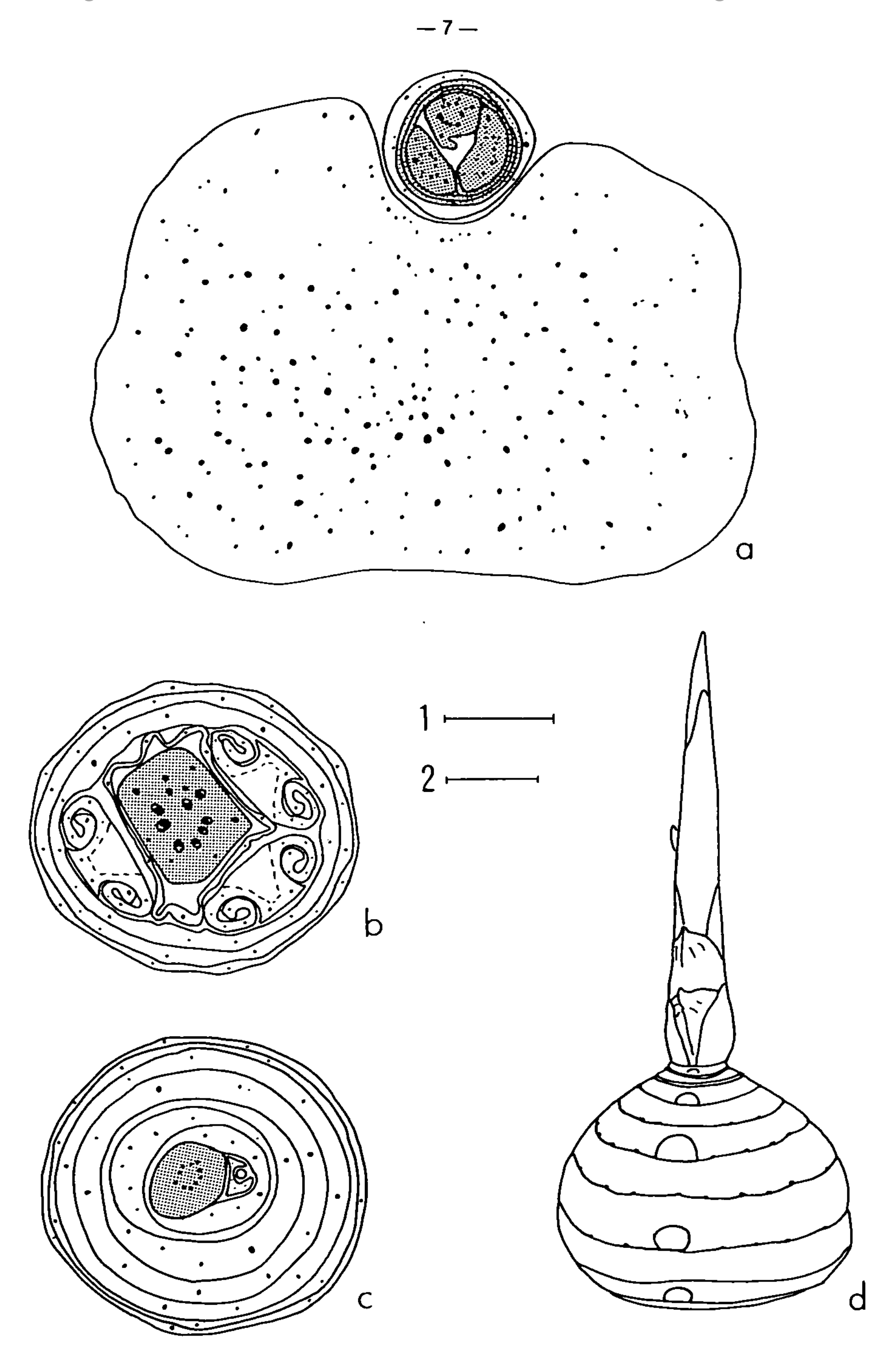
6) Rübe
Die Rübe ist eine verdickte, unverzweigte, orthotrope Primär-Wurzel mit Speicherfunktion, in die gewöhnlich auch noch basale Sproßinternodien eingeschoben werden. Bei der echten Rübe, insbesondere der hapaxanthen Pflanzen, wird das Hypokotyl in das Speicherorgan einbezogen. Bei pollakanthen Rübenpflanzen wie *Bryonia alba* und *Gentiana lutea* werden in der Regel auch Internodien oberhalb der Kotyledonen verdickt. (Übergang zu Mittelstock). Von der Rübe wird manchmal der sogenannte Wurzelkopf unterschieden, bei dem keine Sproßinternodien mehr an der Speicherung beteiligt sind. Beispiele: *Beta vulgaris, Daucus carota, Euphorbia palustris.*

7) Wurzelknollen und Speicherwurzeln
Wurzelknollen sind kurz bleibende, verdickte Nebenwurzeln, die ausschließlich der Nährstoffspeicherung dienen. Sie bleiben jeweils ein Jahr in Funktion. Bei den sogenannten Speicherwurzeln speichert nur der obere Teil, während der untere Teil unverdickt und verzweigt ist und die übliche Wurzelfunktionen übernimmt. Beispiele: *Ficaria verna* (Wurzelknollen), *Dahlia variabilis* (Speicherwurzeln).

Die Entstehung der Zwiebelpflanzen

Zwiebeln sind ganz offensichtlich mehrmals entstanden. Am Beispiel der Monokotylen hat SCHLITTLER (1955) sehr plausibel eine Entwicklungsreihe der Wuchsformen zusammengestellt. Seiner Ansicht nach dürfte die primitivste Wuchsform der Monokotyledonen ein reich verzweigter, gleichmäßig beblätterter Vegetationskörper gewesen sein, wie er z.B. bei *Geitonoplesium, Schelhammera, Luzuriaga, Eustrephus* und *Behnia* vorkommt. In der weiteren Entwicklung dürften sich solche Achsensysteme verkürzt und die Zahl der Seitenachsen abgenommen haben, wobei gleichzeitig an den einzelnen Achsen eine Raffung der Blätter bzw. Internodien erfolgte. Wuchstypen dieser Art sind aus den Gattungen *Dianella, Dracaena, Stypandra, Herreria* usw. bekannt. Sie sind bald verzweigt, bald fast oder ganz einachsig. Diese Typen lehren, wie aus einem Sproßsystem mit fast gleichartigen Achsen eine Differenzierung in eine vorherrschende, zuerst zickzackförmige, sich kaum von selbst aufrecht haltende Hauptachse mit Seitenachsen zustande kam.

Abb. 1:
a Querschnitt durch die Knolle von *Colchicum autumnale* am 10.9., unten die Knolle aus dem Vorjahr, oben der diesjährige Sproß, außen ein scheidenförmiges Niederblatt, daran drei Laubblätter, innen drei Blütenstiele. b—c *Crocus albiflorus*, Querschnitte am 15.3. durch den Sproß, b in 5 mm Höhe, c an der Basis: außen drei scheidenförmige Niederblätter, dann drei Laubblätter, in c die scheidenförmige Basis, darauf ein scheidenförmiges Hochblatt und der Stengel, in c noch die junge Knospe. d *Gladiolus italicus*, die abgestorbenen Blattblasen aus dem Vorjahr sind von der Knolle entfernt, die Blätter sind distich angeordnet, in ihren Achseln sitzt eine Knospe. — Maßstab 1 für a und d 5 mm, Maßstab 2 für b und c 1 mm.


a
1
2
b
c
d

Je nach der Blattstellung bildeten sich bei eintretender Raffung der Internodien und Blätter Blattfächer (bei disticher Blattstellung) oder Blattschöpfe (bei tri-, tetra- und pentasticher Blattstellung). Es fällt auf, daß sich diese Raffung in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen der Monokotyledonen wiederholt hat. Zudem hat die Raffung bei verschiedenen Gattungen unterschiedliche Zonen der Achse erfaßt, sodaß die Blattschöpfe in verschiedenen Niveaus stehen, z.B. an der Stammspitze wie bei *Dianella, Aloe*-Arten, *Yucca, Nolina, Dasylirion, Cordyline, Dracaena* und Palmen. Diese Wuchsform konnte sich, weil ihre Repräsentanten immergrün waren und keine spezielle Reserveeinrichtung hatten, nur in den warmen Regionen der Erde halten.

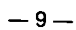
Zu den beiden Typen mit spitzenständigen und mittelständigen Blattschöpfen gesellte sich ein weit häufigerer Typus, nämlich jener mit grundständigem Blattschopf oder mit grundständigem Blattfächer oder mit grundständiger Blattrosette (die Blätter streben nicht steil auf, sondern sind mehr oder minder horizontal ausgebreitet). Diese Wuchsform tritt bei einer beträchtlichen Zahl der Monokotyledonen auf, z.B. bei Bromeliaceen, Asphodelaceen (*Anthericum, Chlorophytum, Arthropodium*), den meisten Amaryllidaceen und vielen Iridaceen. Bei diesem Wuchstyp traten häufig besondere Reserveorgane in Erscheinung, die es der Pflanze erlaubten, sich über ein größeres, trockeneres oder kälteres Areal auszubreiten, als es dem Schopftypus möglich war.

a) Schopf- und Rosettentypen, die keinen nennenswerten Reservestoffbehälter ausbilden (z.B. viele Bromelien)

b) grundständiger Blattschopf, bei dem die oberirdischen Blattorgane sukkulent wurden und als Reservestoffbehälter dienen (*Aloe*-, *Agave*typus). Die Erdachse bleibt relativ schwach entwickelt (*Sansevieria, Dracaenoideae*, Aloineen: *Haworthia, Gasteria, Aloe*). Eine vermittelnde Form zwischen dem Typus mit grundständigem, normalblättrigen Blattschopf und dem Typus mit grundständigem, sukkulentblättrigen Blattschopf bildet *Chortolirion*.

   Diese Wuchsformen sind ebenfalls nur in warmen Klimaten existenzfähig. Zwar liegen ihre Speicherorgane oberflächlich, aber sie können infolge ihres Wasserspeichervermögens und des die Transpiration herabsetzenden Baues sehr trockene Erdstriche besiedeln.

Abb. 2:
Colchicum autumnale am 10.9. — a von alten, abgestorbenen Zwiebelblättern befreite Knolle, links der neue Trieb von scheidenförmigen Niederblättern umhüllt, rechts die Knolle aus dem Vorjahr, A = Abrißstelle des Stengels, E = Ersatzknospe. An der Basis des neuen Triebes befinden sich zwei Knospen, oben die Ersatzknospe, unten die Hauptknospe des nächstjährigen Triebes. Das kurze Stammstück zwischen diesen beiden wird zur nächsten Knolle. c—j Querschnitte durch den neuen Sproß in verschiedener Höhe, von oben nach unten, außen das innerste, lang scheidenförmige Niederblatt, dann drei Laubblätter und der Stengel. c die drei Blütenstiele und ein Rudiment, d beginnende Verzweigung der Blütenstiele, e nur zwei Laubblätter, f nur noch ein Laubblatt, im Stamm ist oben der Spalt der Ersatzknospe sichtbar, g Basis des untersten Laubblattes scheidenförmig, h—i beide Knospen sichtbar,, j unterhalb der beiden Knospen. — a ein Viertel natürlicher Größe, Maßstab 1 für c—j 2,5 mm, Maßstab 2 für b 1 mm.



A E

a b c d e f g h i j

1

2

c) die Speicherorgane werden in die schützende Erde versenkt.

Bei sehr vielen Vertretern dieses Wuchstypus mit grundständigem Blattfächer kam es zur Entwicklung verdickter, fleischiger Wasser oder Nährstoffe oder beides speichernder Wurzeln (z.B. bei den Asphodelaceen, Anthericaceen u.a.). Alle derart organisierten Vertreter sind auch in kühleren Regionen mit Frost und Schnee lebensfähig. Sofern die Speicherorgane besonders Wasser speichern, vermögen sie auch in Gebieten mit langen Trockenzeiten auszuharren.

Viele Monokotyledonentypen mit grundständigem Blattschopf, insbesondere die mit fleischigen, grundständigen, rosettig angeordneten Speicherblättern, wie die *Aloe-Haworthia-Gasteria*-Gruppe und die *Agave-Beschorneria-Doryanthes*-Gruppe, stellen phylogenetisch gesehen nur die Vorstufen zu dem unter den Monokotyledonen so verbreiteten Zwiebeltypus dar. Die Zwiebel ist organphyletisch nichts anderes als ein in die Erde hinein verlagerter Blattschopf aus Speicherblättern. Es gibt Zwiebeltypen, die zu drei Viertel (*Ledebouria socialis*) oder zur Hälfte noch aus dem Boden herausragen und als Zwischenform zu den ganz versenkten Zwiebeln verstanden werden können.

Mit der Versenkung der zu Reserveorganen gewordenen Blätter in den Erdboden, standen diesen Pflanzen Möglichkeiten für die Besiedlung neuer Habitate offen. Sie konnten nun auch in Klimaten mit Frost und Trockenheit vegetieren. Darauf ist es zurückzuführen, daß dieser phylogenetisch jüngste Zwiebeltypus bis in extreme Kälte- und Trockengebiete vorzudringen und dort zu leben vermag.

Dem Zwiebeltypus gegenüberzustellen sind die unterirdischen Achsenknollen. Man könnte sich vorstellen, daß im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung die Speicherfunktion von den Zwiebelblättern immer mehr auf die Achsen übergegangen ist, die sich in Knollen verwandelten. Zu diesem Knollentyp, der wie eben gesagt, phylogenetisch über die Stufen der verschiedenen Blattschopftypen entstanden sein könnte, gehören vorwiegend die *Colchicaceae* und einige *Iridaceae* (*Gladiolus, Crocus*).

Der Zwiebel- und der Knollentypus stellen die kompliziertesten, abgeleitetsten und phylogenetisch jüngsten Formen dar. Bei ihnen sind nicht nur die für die Pflanze lebenswichtigen Reserveorgane, sondern auch die Erneuerungsknospen in die Erde versenkt. Die Pflanzen werden daher Geophyten und ihre in die Erde versenkten Organe Geokorme genannt.

Neben den oben kurz beschriebenen Zwiebel- und Knollentypen, die sich über die Stufe des grundständigen Blattschopfes entwickelt haben, gibt es eine Parallelreihe, die offenbar nie das Blattschopfstadium durchschritten hat. Hier hat sich die gleichmäßige Beblätterung der Achsen erhalten, obwohl sich das Achsensystem sukzessive verkürzte. Die oberirdischen Achsenverzweigungen begannen sich oberflächlich plagiotrop niederzulegen und wurden nach und nach in die Erde verlagert (Grundachse). Verkürzung und Speicherfunktion trat bald dazu (v.a. *Asparagaceae*, einige *Philesiaceae* und *Melanthiaceae*). Auch aus extrem verkürzten Speicherrhizomen könnten sich Knollen und Zwiebeln entwickelt haben.

Methoden der Untersuchung und Darstellung von Zwiebeln

Die Zwiebeln erreichen eine oft beträchtliche Größe. Sie sind daher für Untersuchungen mit dem Mikrotom nicht sehr geeignet. Es kamen bisher nur wenige Methoden zur Anwendung. Der gängigste Weg war das Ablösen Blatt für Blatt vom Zwiebelkuchen, parallel dazu mußten die nötigen Notizen über Stellung und Bau der Zwiebelblätter ge-

macht werden. So entstanden Seitenansichten der Zwiebel und mehr oder minder schematische Querschnittsbilder.

Von den russischen Autoren werden die abgelösten Zwiebelblätter aneinandergereiht gezeichnet.

Erst das Querschneiden der Zwiebeln mit einer Rasierklinge oder mit einem scharfen Messer und die anschließende Färbung der Schnittfläche mit einem Tintenbleistift macht das mühlelose Ermitteln von Zahl, Lage und anatomischem Bau der Zwiebelblätter sowie der Schäfte spielend leicht möglich. Der meist vorhandene Schleim und die überschüssige Farbe werden dabei mit Leitungswasser abgewaschen (SPETA 1979, 1980, 1982 a, b, HÄFLIGER & SPETA 1982). Eine wertvolle Ergänzung liefert ein Längsschnitt durch das Zentrum der Zwiebel. Die Schnitte werden im Bereich der Innovationsknospe geführt, also fast immer im unteren Drittel oder Viertel der Zwiebel. Der Basisteil der Zwiebel wird angefärbt, der obere Teil wird sukzessive entblättert, um so die verschiedenen Blattypen festzustellen. Die Keimlinge können mühelos mit derselben Methode untersucht werden. Da Gefäßbündel und Epidermen nun besonders schön hervortreten, können mit Hilfe eines Auflichtmikroskopes Fotos (SPETA 1984 a) oder mit einem Zeichenapparat maßstabgetreue Abbildungen angefertigt werden.

In welchen Familien treten Zwiebeln auf?

Zwiebeln werden wohl in erster Linie von Monokotyledonen gebildet, nur in einigen wenigen Fällen sind ähnliche Bildungen auch von Dikotyledonen bekannt geworden. So berichtet TROLL (1964) über Zwiebeln bei *Oxalis* (*Oxalidaceae*) und *Pinguicula* (*Lentibulariaceae*). Letztere Gattung bildet wohl nur in der Sektion *Heterophyllum* (*P. heterophylla* BENTH., *P. acuminata* BENTH., *P. parvifolia* ROBINSON) Winterrosetten aus, die einer Zwiebel täuschend ähnlich sehen. Sie liegen in ihrer Heimat Mexiko tief im Moos eingebettet. Ihre spreitenlosen Winterblätter liegen dicht aneinander. Ich konnte zwei Arten aus Mexiko untersuchen. Eine davon ist gewiß noch namenlos; sie bildet an der Spitze der langen, schmalen Sommerblätter Jungpflänzchen aus. Die andere dürfte *P. heterophylla* sein; sie hat leider in Kultur noch nicht geblüht. Ein Querschnitt zeigt den Aufbau ihrer Zwiebel (Abb. 3). Es muß darauf hingewiesen werden, daß hier nur Winterblätter die Zwiebel aufbauen, also nur ein Teil der Blätter einer Vegetationsperiode. Die Zwiebel ist demnach vielleicht halbjährig, etwas, das es bei den Monokotyledonenzwiebeln nicht gibt.

Unter den Monokotyledonen sind die *Hyacinthaceae* durch den Besitz einer Zwiebel geradezu charakterisiert (SPETA 1981). Bei den *Alliaceae, Amaryllidaceae* und v.a. den *Liliaceae* s.str. sind Zwiebeln wohl ebenfalls die Regel. Die *Calochortaceae* mit nur einer Gattung, *Calochortus,* besitzen sie durchwegs (BUXBAUM 1958). Nur vereinzelt dürften Zwiebeln bei den *Poaceae,* z.B. bei *Poa bulbosa* vorkommen (BURNS 1948; MÜHLBERG 1963, 1965). Auch bei den *Juncaceae* sind Zwiebeln gewiß eine Rarität (z.B. bei *Luzula campestris* var. *bulbosa* BUCHENAU nach BUCHENAU 1891: 77). Bei den *Asphodelaceae* gibt es nur innerhalb der *Tribus Aloineae* in der Sektion *Bulbiformes* CHRISTIAN vier afrikanische Arten mit Zwiebeln: *Aloe richardsiae* REYNOLDS, *A. bullockii* REYNOLDS, *A. buettneri* BERGER und *A. kniphofioides* BERGER. Sie verlieren den oberen Teil der Blätter im Winter (REYNOLDS 1966). Auch die *Melanthaceae* enthalten in der derzeitigen Fassung zwiebeltragende Gattungen: *Anticlea, Toxicoscordion* (RYDBERG 1903). Und selbst unter den Iridaceae finden sich einige Arten mit Zwiebeln: *Tigridia* (IRMISCH 1850, RIMBACH 1895 a, b), *Iris persica, I. xiphium* (IRMISCH 1850), *I. caucasica* (ACHVERDOV 1956). Eine gezielte Nachsuche wird wahrscheinlich weitere Arten zutage fördern.

Die größte Mannigfaltigkeit der Zwiebeln tritt zweifellos bei den *Hyacinthaceae* auf. Sie stehen daher im Mittelpunkt des Interesses. Einige Beispiele aus den Familien *Alliaceae, Amaryllidaceae* und *Liliaceae* sollen das Bild abrunden, wenngleich Vollständigkeit bei weitem nicht erreicht wird.

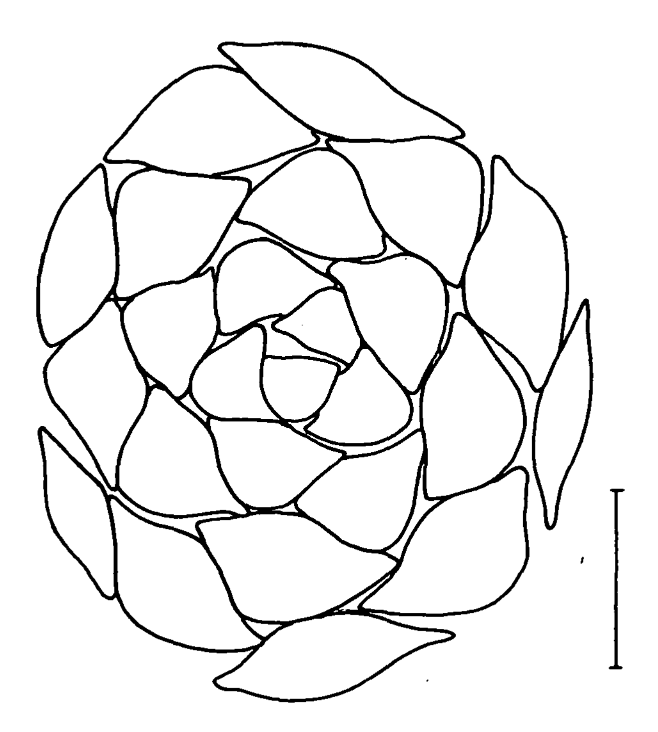


Abb. 3:
Pinguicula heterophylla. Querschnitt durch die zwiebelförmige Winterrosette. — Maßstab 2,5 mm.

Zwiebelquerschnitte — eine Auswahl

Obzwar bereits viele Zwiebelstudien veröffentlicht wurden, ist die Zahl der untersuchten Arten nicht überwältigend groß. Maßstabgetreu abgebildete Zwiebelquerschnitte, die ein Vergleichen sehr erleichtern, sind eine Rarität. Ohne auf die umfangreiche Literatur hier eingehen zu können, soll im folgenden in aller Kürze ein bescheidener Überblick in die beinahe unerschöpfliche Vielfalt der Zwiebeln gegeben werden. Freilich müssen dabei die mitteleuropäischen und die in unseren Breiten häufig kultivierten Arten bevorzugt aufgenommen werden, wenngleich gerade unter ihnen die eine oder andere Art nicht eben einfache Verhältnisse aufweist (z.B. *Gagea* oder *Erythronium*).

Liliaceae s. str.

Durch die Abtrennung der *Alliaceen, Hyacinthaceen, Calochortaceen* usw. ist die Familie der Liliengewächse auf wenige Gattungen zusammengeschrumpft. Diese zeigen im Zwiebelbau aber immer noch große Verschiedenheit. Die eingehendsten Untersuchungen über *Lilium, Fritillaria, Tulipa, Gagea* und *Erythronium* stammen gewiß von IRMISCH (1850, 1863 a, b, 1864). Obwohl gerade über einzelne Arten dieser Gattungen mehrere Veröffentlichungen existieren, liegen über die Mehrzahl der Arten keine oder nur unzureichende Angaben vor.

Lilium martagon L.

Nur Jungpflanzen bilden grundständige Laubblätter. Blühfähige Zwiebeln haben basal nur noch schuppenförmige Niederblätter, grüne Blätter befinden sich ausschließlich am Blütenstengel. An einer Zwiebel finden sich die Reste von 3 — 5 Stengeln, es sind zur Blütezeit also 4 — 6 verschiedene Jahrgänge lebender Zwiebelblätter vorhanden (Abb. 4).

Tulipa sp. cv.

Nach Wegnahme der abgestorbenen Blätter finden sich 4 (— 5) fleischige scheidenförmige Niederblätter, die spiralig angeordnet sind. Das äußerste stirbt sehr früh ab, die übrigen werden zu Speicherblättern. In der Achsel des innersten steht der mit drei Laubblättern besetzte Blütenstengel (Abb. 5 a). Die Zwiebel wird also alljährlich erneuert.

Fritillaria meleagris L.

Zwei fleischige, niedrige, aber breite Schuppenblätter umschließen den trockenen Blütenschaft des Vorjahres und 4 — 5 Schuppenblätter. Das äußerste ist zweikielig und mit der Rückseite zum verdorrten Blütenschaft gewendet. Daran schließen zwei ziemlich kurze, häutige Niederblätter an. Das vierte und fünfte Niederblatt sind länger mit angedeuteter Spreite. Nur diese beiden überleben als Speicherblätter bis zum nächsten Jahr. Auf sie folgen der diesjährige Blütenstand und die Erneuerungsknospe (Abb. 5 b).

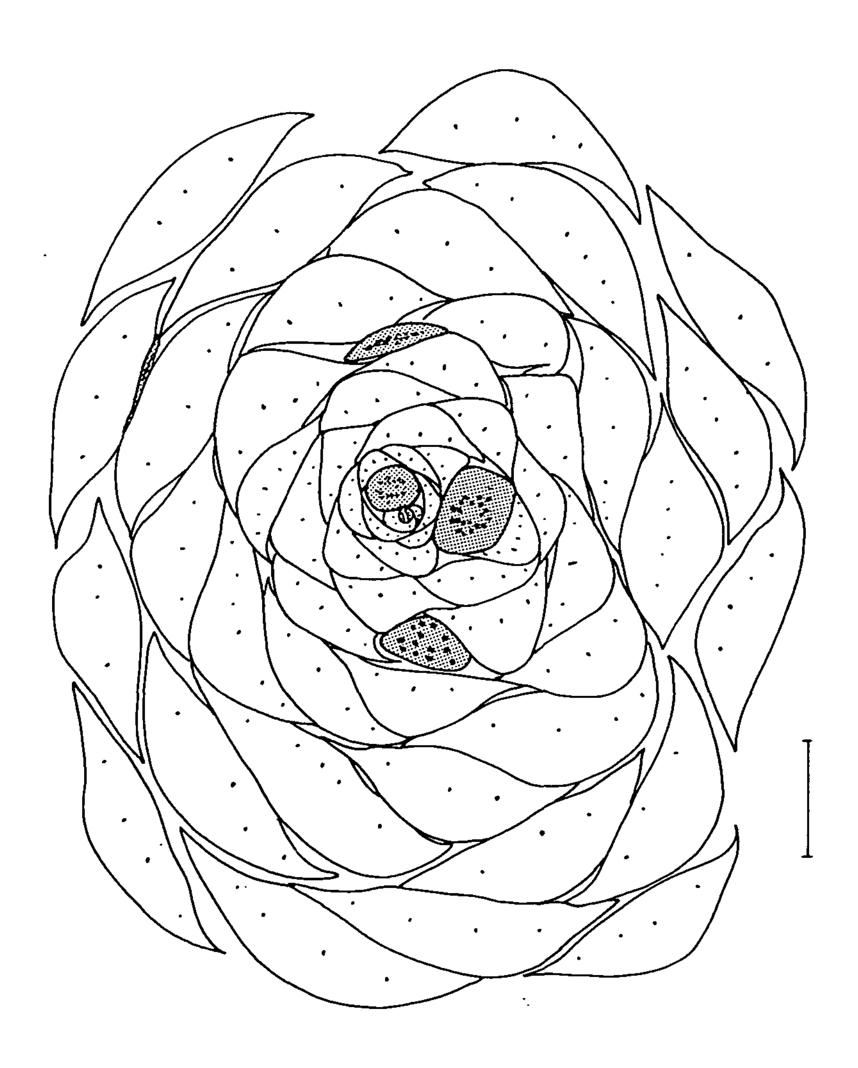


Abb. 4:
Lilium martagon, Zwiebelquerschnitt am 11.8. — Maßstab 5 mm.

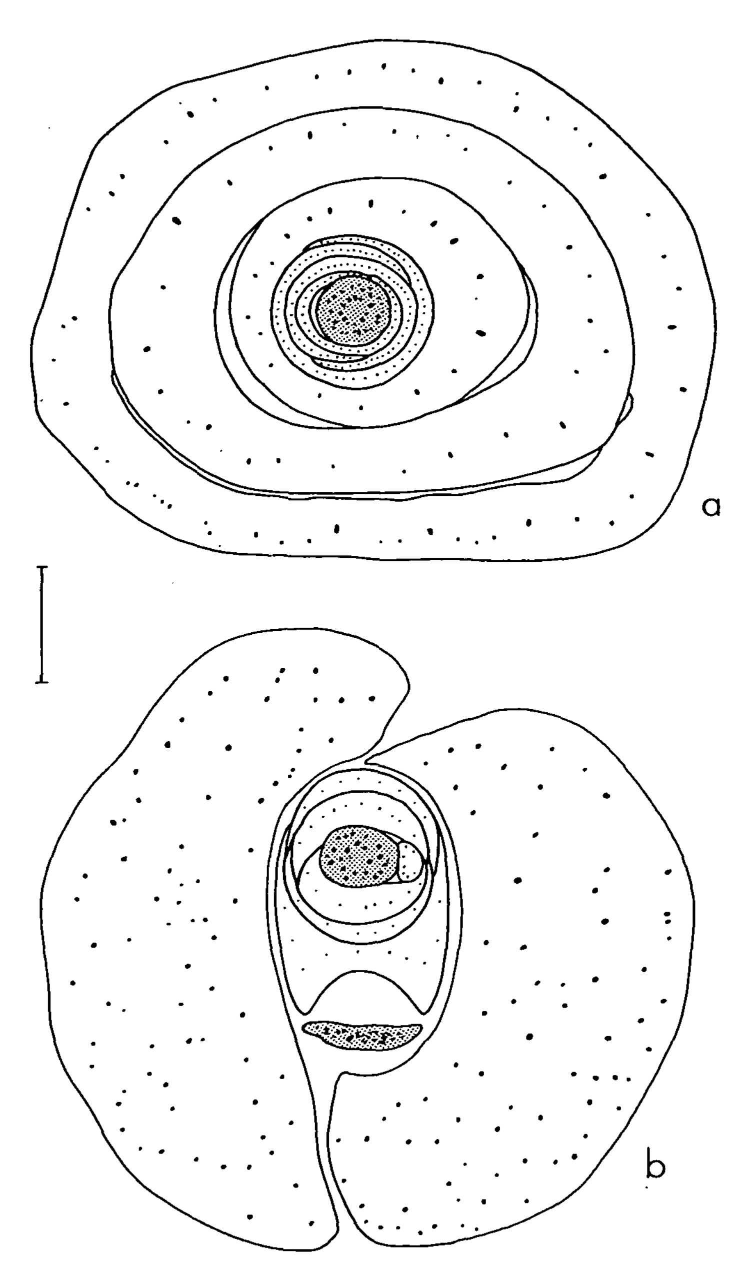


Abb. 5:
a *Tulipa* sp., Zwiebelquerschnitt am 2.1., b *Fritillaria meleagris*, Zwiebelquerschnitt am 26.3. — Maßstab 5 mm.

Gagea lutea (L.) KER-GAWLER

Die Zwiebel wird von einer mehrschichtigen trockenen Hülle umgeben. Die abgestorbenen Wurzelbüschel und Blütenstengelreste stehen alle an einer Seite der Pflanze.

Zur Blütezeit umgibt ein dicker, scheidenförmiger Körper das einzige, grundständige Laubblatt, welches eine basale Scheide besitzt, aus der der einzige Blütenschaft hervortritt.

Über dem freien Scheitel der neuen Zwiebel bildet das Laubblatt eine mützenförmige Bedeckung. Vom Scheitel führt ein Spalt abwärts. An seinem Grunde befindet sich die noch wenig entwickelte Knospe. Das spaltbildende Blatt ist ein scheidenförmiges Niederblatt, dessen Rückseite mit dem Schaft verwachsen ist. *Gagea lutea* hat also eine Zwiebel, an deren Aufbau wohl in erster Linie ein Niederblatt, aber auch der mit ihm verwachsene Teil des vorjährigen Schaftes und der scheidenförmigen Laubblattbasis beteiligt sind. Zur besseren Orientierung ist es angeraten, einen Längsschnitt etwas außerhalb und parallel zur Mediane durch die Zwiebel zu machen (Abb. 6 a). Die größere "Hälfte" kann dann gezielt quergeschnitten werden (Abb. 6/1—4). Ein Querschnitt gerade oberhalb der Mütze, zeigt zwischen dem noch scheidenförmigen Laubblatt und dem Schaft einen nierenförmigen Wulst ohne Gefäßbündel (Abb. 6/1). Etwas unterhalb der Mütze ist der Längsspalt durch das Niederblatt, das in dieser Region auch freie Blattränder hat, zu sehen (Abb. 6/2). Der Schaft ist bereits mit der Zwiebel verwachsen. Abermals etwas tiefer ist im Niederblatt nur noch ein zentraler Spalt vorhanden, die Ränder sind verwachsen (Abb. 6/3). Und nochmals tiefer ist nur noch eine kleine Kammer mit den Anlagen von Blättern und Blütenstand des nächsten Jahres anzutreffen (Abb. 6/4). Als Ergänzung wird nun noch ein Längsschnitt genau durch die Mediane geführt (Abb. 6 b).

Da jetzt die Zuordnung der einzelnen Querschnitte weniger Mühe macht, sollen durch eine komplette Zwiebel einige Schnitte vorgestellt werden. Am oberen Ende der Zwiebel werden Laubblatt und Schaft noch von einer dünnen Haut eingeschlossen. Daneben sind auch das vorjährige Laubblatt und der dazugehörige Schaft zwar abgestorben, aber noch deutlich zu sehen (Abb. 7 a). Etwas tiefer sind das alte Laubblatt und der dazugehörige Schaft schon großteils miteinander verwachsen (Abb. 7 b). Ihre Gewebe sind braun gefärbt. Durch Strichelung ist die Grenze zwischen abgestorbenem und lebendem Teil kenntlich gemacht. Die beiden nächsten Schnitte (Abb. 7 c und d) zeigen das lebende Laubblatt mit geschlossener Scheide. Am Rande der Zwiebel sind große Lufträume entstanden, die nach innen bis zu einer Reihe von Gefäßbündeln reichen. Die Abbildungen 7 e und f sind mit Abb. 6/2 und 3 vergleichbar, bei Abb. 7 g und h ist der äußere dicke Zwiebelteil weggelassen, nur die heranwachsende junge Zwiebel ist gezeichnet.

Erythronium dens-canis L.

An der unregelmäßig walzlichen, nach unten etwas verdickten Zwiebel sitzen basal die kurzen rundlichen Reste der Zwiebel früherer Jahrgänge in größerer oder geringerer Zahl. Etwas unterhalb der Spitze der Zwiebel befindet sich seitlich die Narbe des Blütenstengels des Vorjahres. Er ist mit der frischen Zwiebel total verwachsen (Abb. 8 a, c, d).

Im Gegensatz zu *Gagea lutea* tritt bei *E. dens-canis* kein Laubblatt aus der apikalen Öffnung der langgestreckten Zwiebel. Erst an der Mitte des Schaftes setzen zwei Laubblätter an (Abb. 8 e). Je nach Alter der Zwiebel sitzen ihrer Basis verschieden viele aneinandergereihte Reste von Zwiebeln vorhergehender Jahre an (Abb. 8 a—c, d).

Meist werden vier oder fünf Niederblätter ausgebildet (Abb. 9). Die Insertion der äußeren liegt höher als die der inneren. Ihre Ansatzlinien laufen nicht in derselben

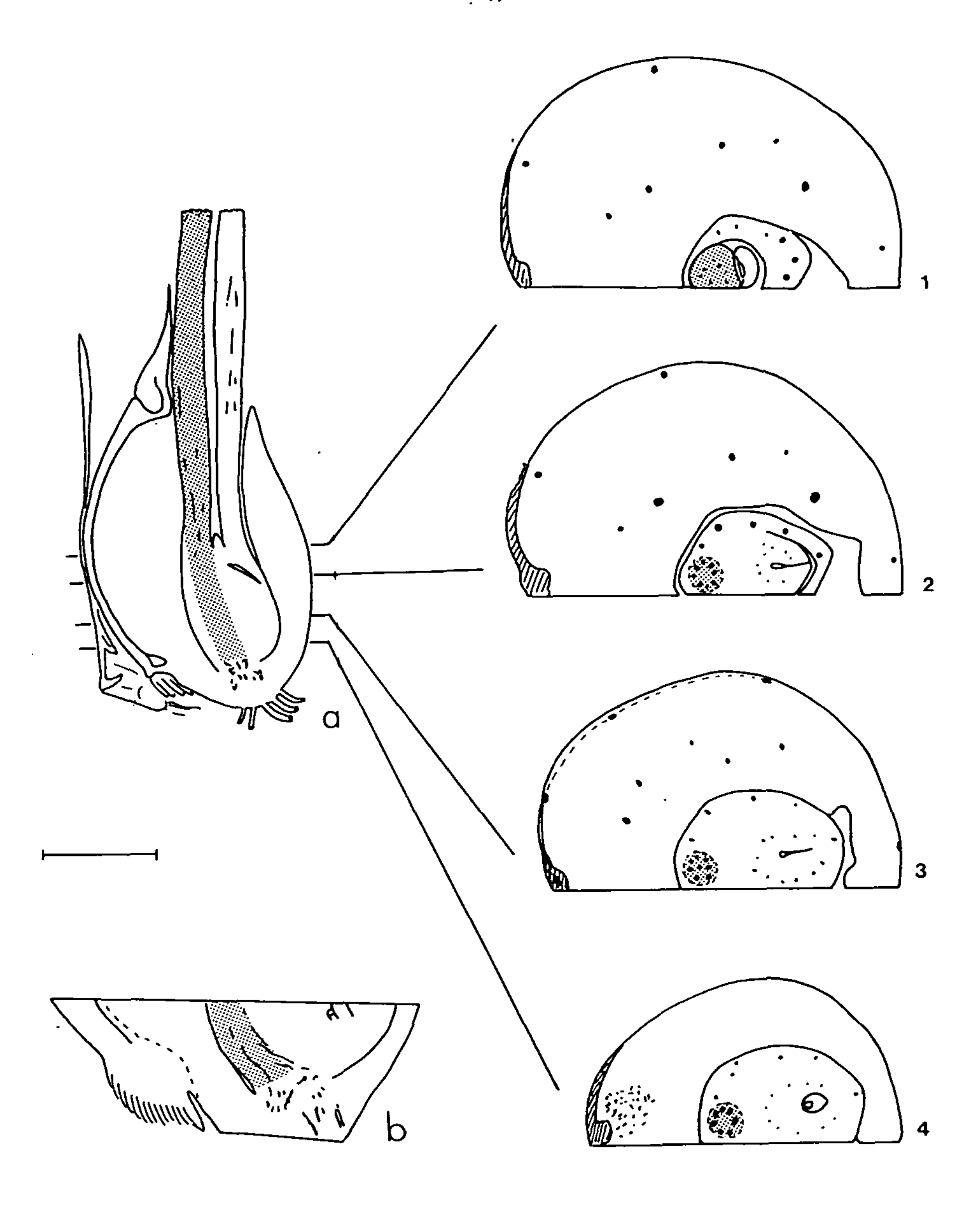


Abb. 6:
Gagea lutea. a, b Längsschnitte durch die Zwiebel am 15.3., 1 — 4 Querschnitte durch eine Zwiebelhälfte. — Maßstab 1 für a 4 mm, für b und 1 — 4 2,5 mm.

Höhe herum, sondern sind unregelmäßig, schief geneigt elliptisch. Die Zwiebel verschmilzt mit der Basis des Blütenstengels der vergangenen Vegetationsperiode. Der freie Teil der scheidenförmigen Niederblätter liegt eingepreßt zwischen Zwiebel und der zentral gelegenen jungen Zwiebel des nächsten Jahres, die aus der Achsel des innersten (= untersten) Niederblattes hervorging. Auch in den Achseln der oberen (= äußersten) Niederblätter können Knospen angelegt sein.

Hier lohnt es sich zum besseren Verständnis ebenfalls, einen Längsschnitt durch die Zwiebel zu machen und die größere Hälfte (Abb. 9 b) mehrmals quer zu schneiden. Schon der Längsschnitt zeigt, daß die Zwiebel innen freie Teile von vier Niederblättern trägt (Abb. 9 a). Die Schaftbasis ist mit den Basen der Niederblätter zur Zwiebel verwachsen (Abb. 9). *Zwei totale Querschnitte in verschiedener Höhe zeigen zu äußerst die* Zwiebel mit dem eingewachsenen Schaft des Vorjahres, dann freie Abschnitte der Niederblätter, den mit den Niederblättern verwachsenen unteren Teil des diesjährigen Stengels und zuinnerst als Knospe die Anlage zum nächstjährigen Komplex (Abb. 10).

Alliaceae

Bisher sind fast ausschließlich Zwiebeln von Arten der umfangreichen Gattung *Allium* untersucht worden (Literatur bei SPETA 1984). Wiederum war es IRMISCH (1850, 1876), der mit Liebe zum Detail die Grundlagen zur Kenntnis der *Allium*-Zwiebeln schuf.

Agapanthus africanus (L.) HOFFMANNSEGG

Bei dieser Art wird keine eigentliche Zwiebel gebildet. Eine Pflanze, die wohl zum ersten Mal blühte, zeigte drei Nieder- und acht Laubblätter mit scheidenförmiger Basis, dann folgten zwei Laubblätter mit freier Basis und der Blütenschaft (Abb. 11 a).

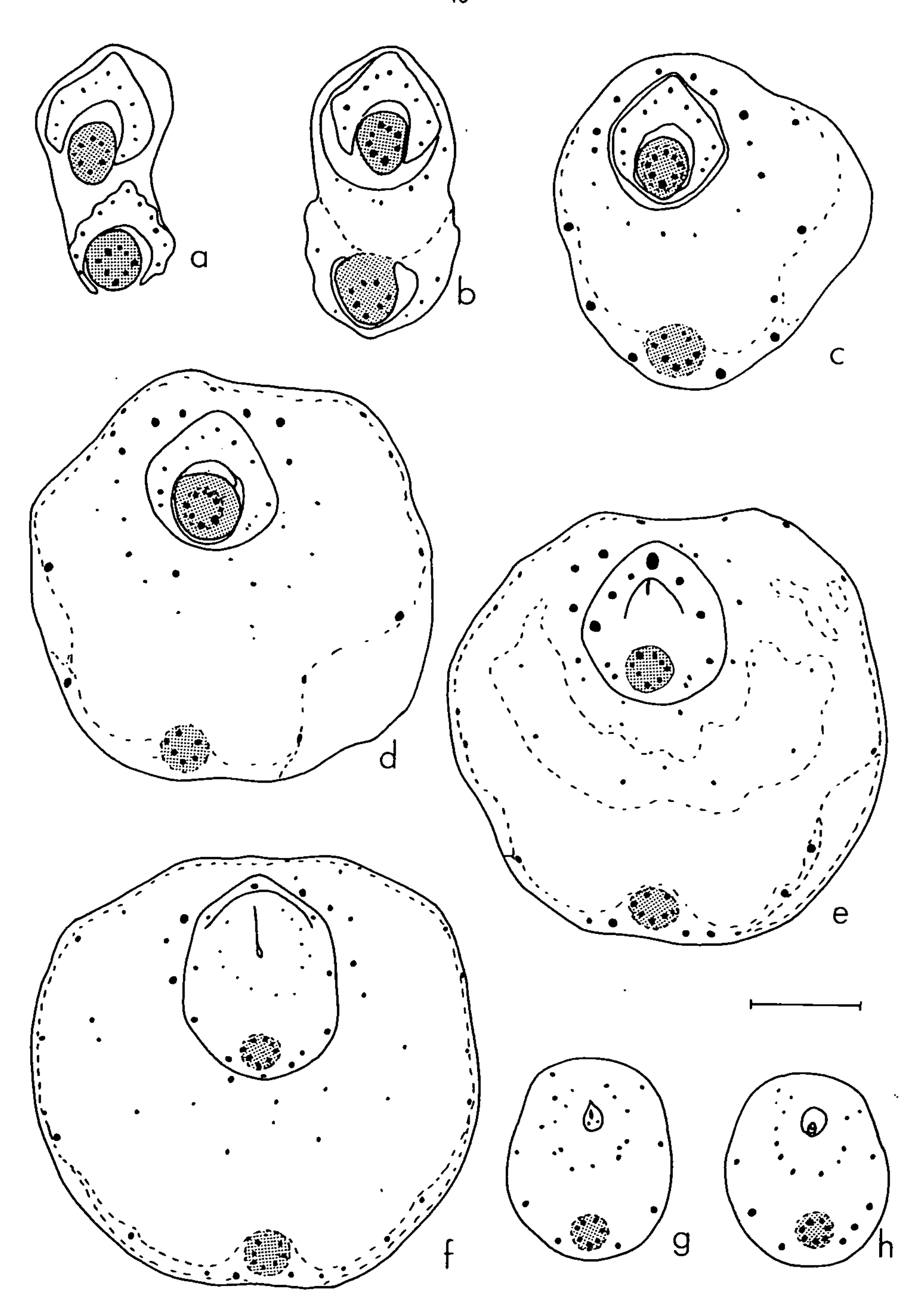
Allium flavum L.

Zur Blütezeit sind bereits die zwei scheidenförmigen, fleischigen Niederblätter der neuen Zwiebel gut entwickelt. Die neuen Laubblätter sind schon angelegt, zwei diesjährige umhüllen mit ihrer langen Scheide noch den Blütenstand (Abb. 11 b).

Allium cepa L.

Der dicke Blütenstengel wird außen von den dünnen, fast vertrockneten Scheiden der Laubblätter umhüllt. Die neue Zwiebel beginnt mit scheidenförmigen Niederblättern, die keine bis eine nur kurze Lamina haben, nach innen zu treten Laubblätter mit scheidenförmiger Basis auf (Abb. 12 a).

Abb. 7:
Gagea lutea. Querschnitte durch die Zwiebel in verschiedener Höhe am 15.3. — Maßstab 2,5 mm.


a
b
c
d
e
f
g
h

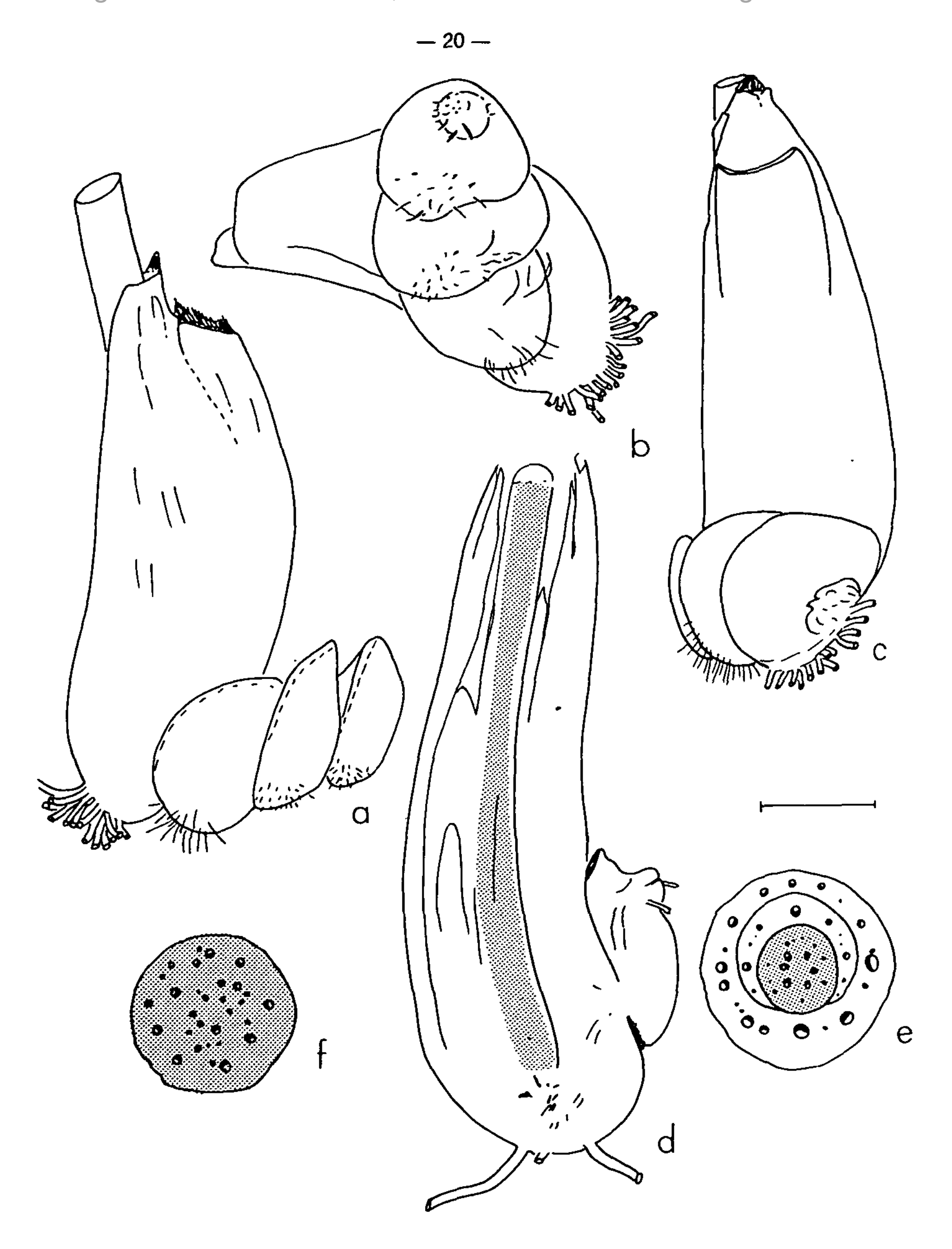


Abb. 8:
Erythronium dens-canis. a Zwiebel seitlich, am 19.3., mit drei Resten aus ebenso vielen Jahren, b von unten, c dorsal, d Längsschnitt, e Schaft quer knapp oberhalb des Ansatzes der beiden Laubblätter, f Schaft quer unterhalb der Blätter. — Maßstab für a—d 5 mm, für e, f 2,5 mm.

A. fistulosum L.

Diese Art gleicht *A. cepa* im Zwiebelaufbau völlig, nur ist sie deutlich kleiner (Abb. 12 b).

A. schoenoprasum L. subsp. *sibiricum*

Zur Blütezeit ist nur das oberste Laubblatt noch frisch. Seine lange Scheide umhüllt den Schaft und die junge Zwiebel (Abb. 12 c).

A. sativum L.

Bei dieser Art fällt ganz besonders die Bildung großer Nebenzwiebeln auf, die in den Achseln der Blätter auftreten. Neben ihnen sind auf beiden Seiten eine oder mehrere an Größe etwas abnehmende Beizwiebeln gebildet. Die scheidenförmigen Basen der Blätter werden ganz trocken und umhüllen die jungen Zwiebeln fest (Abb. 13). Besagte Neben- und Beizwiebeln ("Knoblauchzehen") haben ein gelbliches, trockenes, scheidenförmiges Niederblatt über dem fleischigen. Treiben sie aus, wird ein langes, kantiges, scheidenförmiges Niederblatt gebildet, dem die Laubblätter folgen.

Tulbaghia fragrans VERDOORN

Auf den Blütenstand folgt ein ca. 4 cm langes, häutiges, freies Niederblatt, dann folgen einige Laubblätter mit scheidenförmiger Basis. Nach der Blüte erscheinen die Laubblätter des darauffolgenden Triebes (Abb. 14).

Amaryllidaceae

Die Zwiebelmorphologie der *Amaryllidaceen* besitzt durch die minutiösen Untersuchungen von IRMISCH (1850, 1860) eine solide Basis. Ute und Dieter MÜLLER-DOBLIES (1971, 1975, 1977, 1978 a, b) haben diese Studien in sehr gewissenhafter Art weitergeführt und sie zu einer in mancher Hinsicht kaum mehr überbietbaren Perfektion geführt.

Galanthus nivalis L. und *G. reginae-olgae* ORPH.

Zur Blütezeit finden sich an der Zwiebel außen nur wenige, ganz dünne Häutchen. An lebenden Blättern sind vorhanden: zuäußerst ein scheidenförmiges Niederblatt, dann die scheidenförmige Basis eines Laubblattes, daran schließt die Basis eines freien Laubblattes und der vorjährige Blütenstandsrest (Abb. 15 a). Selten ist ein zweiter, kleinerer Blütenstand vorhanden (Abb. 15 b, c). Der diesjährige Sproß ist wieder genauso gebaut: Das lange Scheidenblatt umschließt zwei Laubblätter und den Blütenstand. Die speichernden Zwiebelblätter funktionieren also ein Jahr. Die Laubblätter erscheinen bei *G. nivalis* mit dem Blütenstand im zeitigen Frühjahr, bei *G. reginae-olgae* erscheinen im Herbst zuerst die Blüten, die Laubblätter folgen nach.

Leucojum vernum L.

Unter einer dünnen Schicht abgestorbener Zwiebelschalen liegt eine Anzahl fleischiger Zwiebelblätter. In einem Jahr folgen jeweils auf ein bis zwei scheidenförmige Niederblätter ein oder zwei Laubblätter, die eine scheidenförmige Basis haben und ein Laubblatt ohne Scheide vor dem der Blütenstengel steht. Im Falle, daß zwei Blütenstengel vorhanden sind, steht der zweite in der Achsel eines langen sehr schmalen Blattes (Abb. 16 a, b). Das erste Blatt der Knospe ist entweder ein scheidenförmiges Niederblatt, das im nächsten Jahr erst auswächst oder es ist ein Laubblatt mit niedriger basaler Scheide, das zur Blütezeit schon voll entwickelt ist. Lebende Zwiebelblätter aus etwa vier Jahren sind vorhanden. Die Laubblätter erscheinen mit dem Blütenstand.

Narcissus poeticus L.

Das erste Blatt der Knospe ist ein scheidenförmiges Niederblatt. Meist folgen dann vier Laubblätter mit basaler Scheide, dann ein freies Laubblatt (das gelegentlich verkümmert), vor dem der Blütenstand steht. Die Laubblätter erscheinen vor dem Blütenstand. Neben vier Blütenstandsresten sind lebende Zwiebelblätter aus vier Jahren vorhanden (Abb. 16 c).

Hippeastrum sp.

Zur Blütezeit sind bekanntlich keine Blätter vorhanden. Bald danach treiben welche, die jedoch schon zur nächstjährigen Blüte gehören, deren Anlage bereits deutlich vorhanden ist (Abb. 17). Auf drei bis vier Laubblätter mit basaler Scheide folgt ein freies Laubblatt.

Lebende Zwiebelblätter aus etwa vier Jahren sind vorhanden.

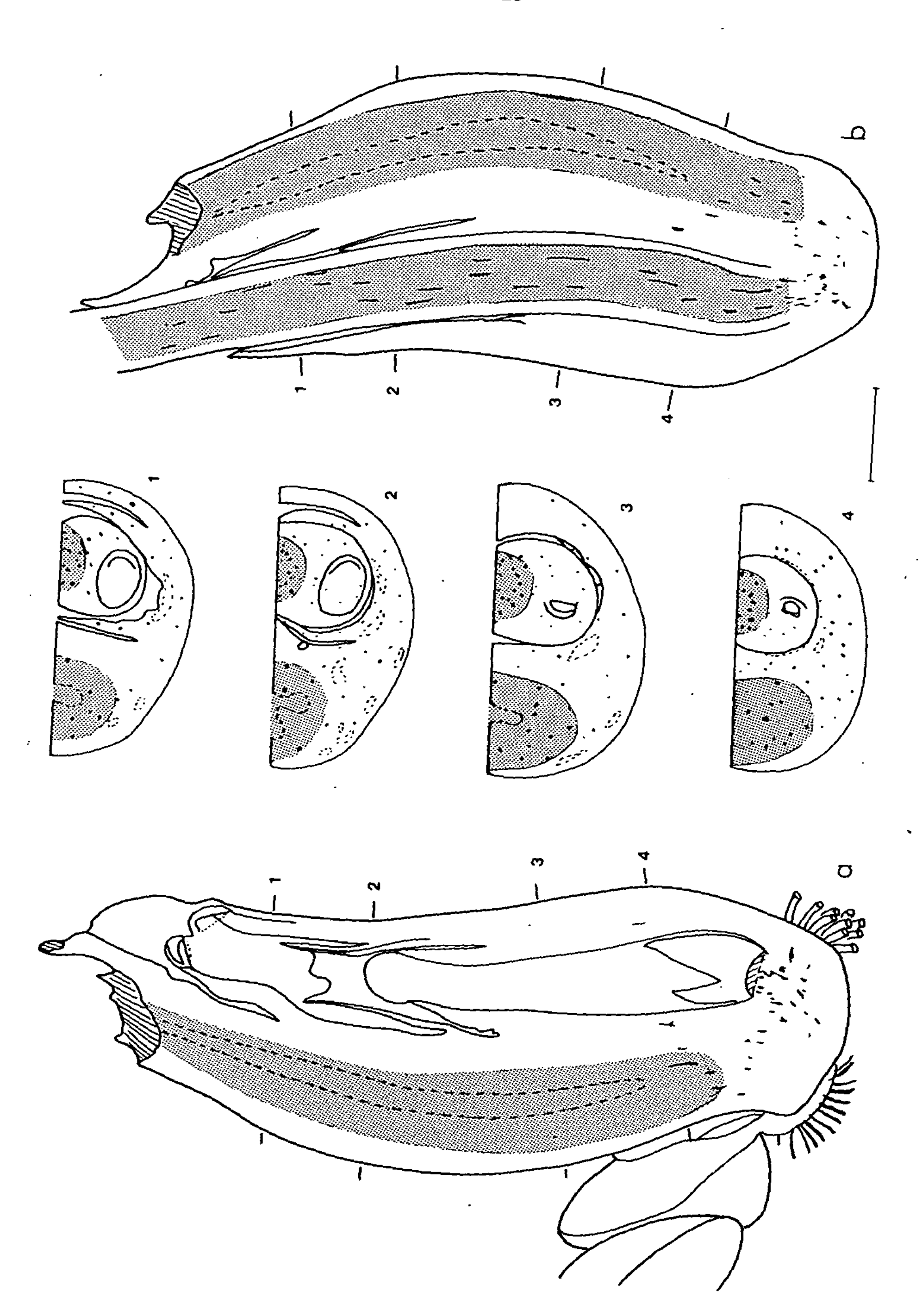
Argyropsis candida (LINDL.) ROEM. = *Zephyranthes candida* (LINDL.) HERBERT

Diese Art bildet nur Laubblätter aus. Auf zwei mit scheidenförmiger Basis folgen ein freies und der Blütenstand. Zur Blüte sind Laubblätter des blühenden Triebes, des nächsten und schon ein 4 cm langes des übernächsten vorhanden. Lebende Zwiebelblätter aus 5 Jahren sind präsent (Abb. 18).

Haemanthus albiflos JACQ.

Auf den Blütenstand folgt ein zweikieliges freies Niederblatt, mit kurzer zweiteiliger Spreite, darauf zwei Laubblätter mit basaler Scheide und vor dem nächstjährigen Blütenstand ein freies, dünnes, häutiges Niederblatt. Vier Laubblätter sind vorhanden, also die des dies- und nächstjährigen Triebes (Abb. 19).

Abb. 9:
Längsgeschnittene Zwiebel von *Erythronium dens-canis* am 19.3. a Schaft bzw. diesjährige Zwiebel entfernt, b wird quergeschnitten: 1 — 4. — Maßstab 5 mm.


b
1
2
3
4
a

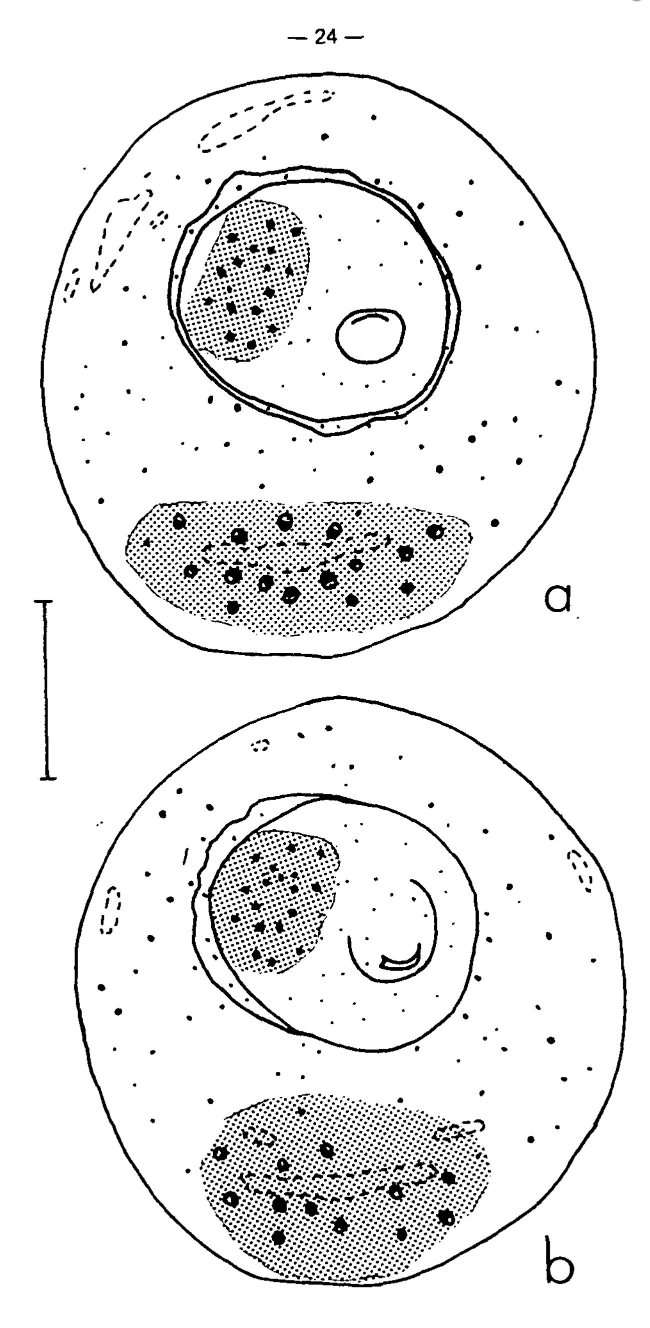


Abb. 10:
Erythronium dens-canis. Zwiebelquerschnitte am 19.3. in verschiedener Höhe. — Maßstab 5 mm.

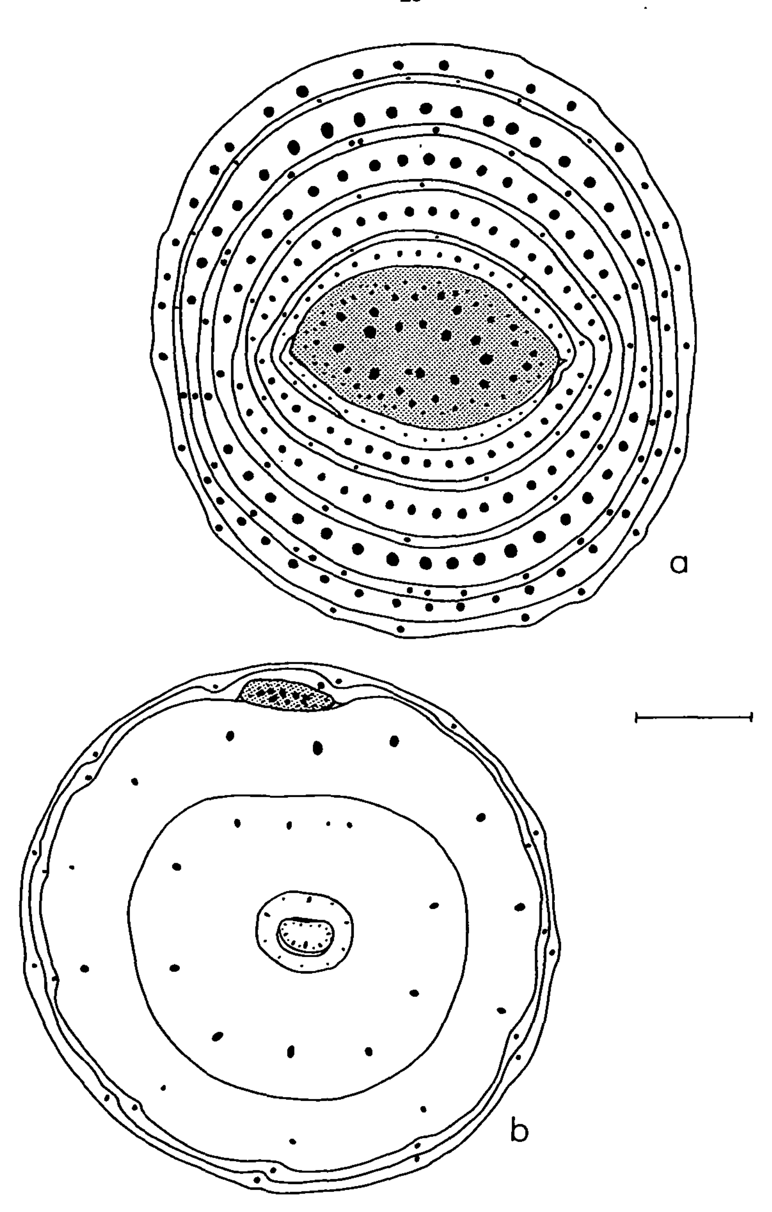


Abb. 11:
a *Agapanthus africanus*, b *Allium flavum*. Querschnitte, a am 16.6., b am 3.8. — Maßstab für a 5 mm, für b 2,5 mm.

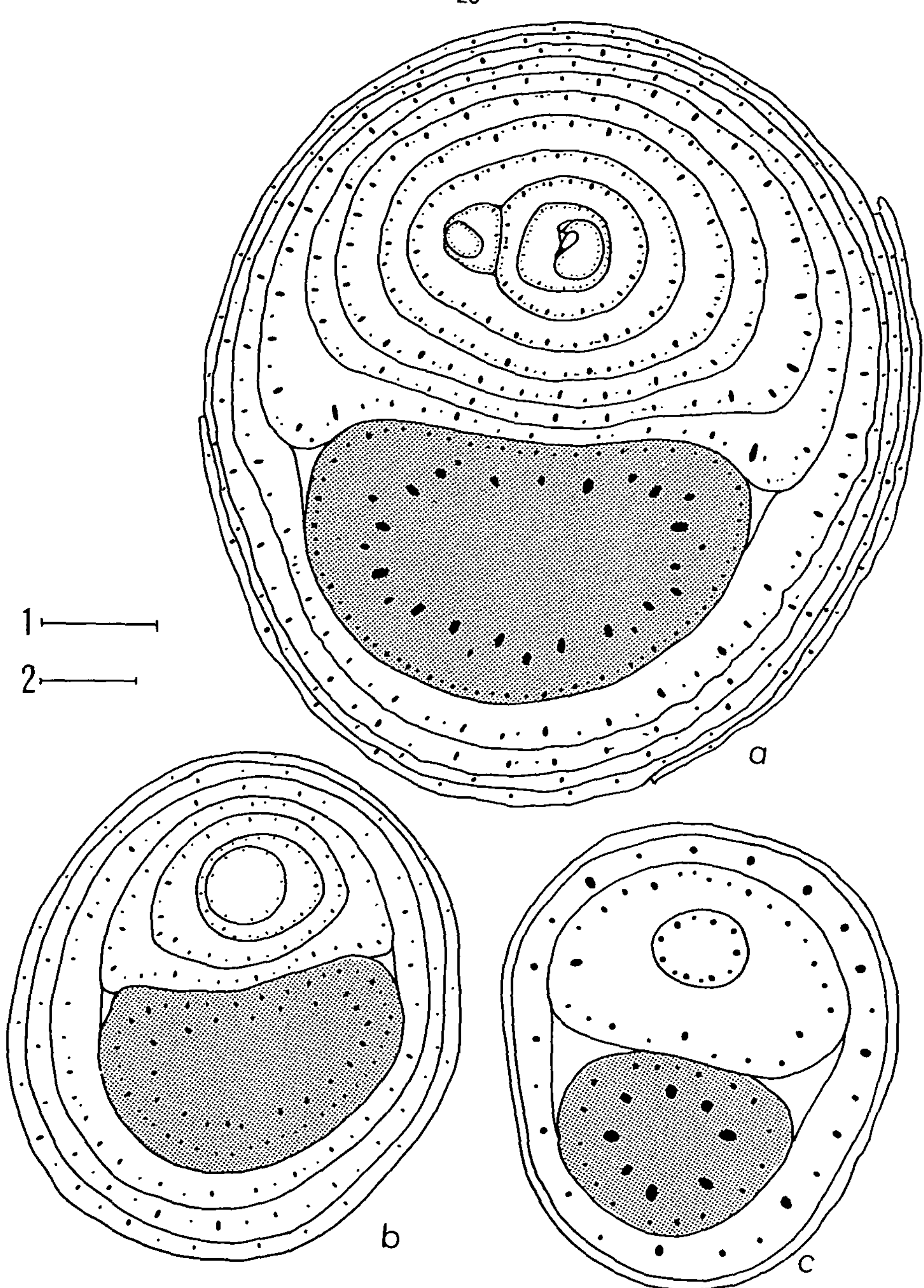


Abb. 12:
Zwiebelquerschnitte, a *Allium cepa* am 17.6., b *A. fistulosum* am 10.6., c *A. schoenoprasum* subsp. *sibiricum* am 10.8. — Maßstab 1 für a und b 5 mm, Maßstab 2 für c 1 mm.

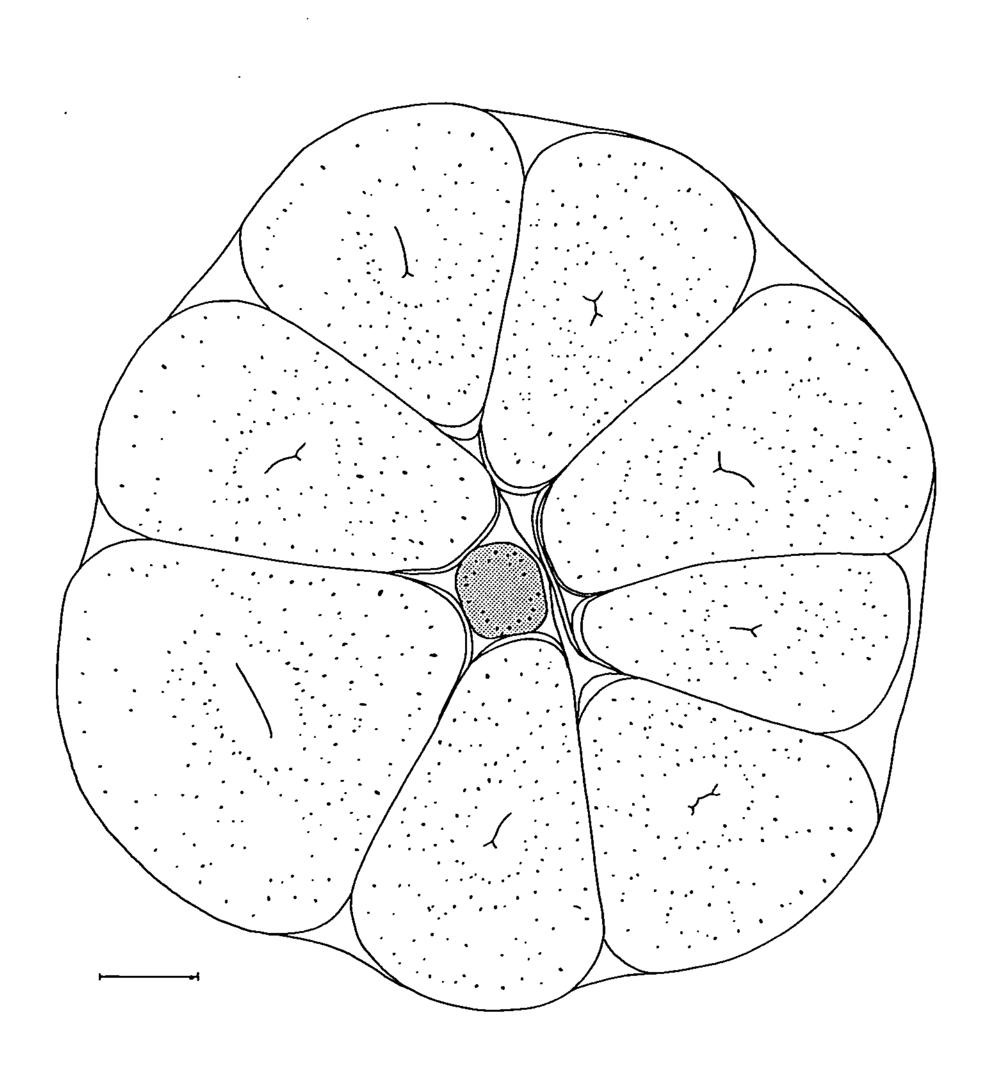


Abb. 13:
Allium sativum. Zwiebelquerschnitt am 1.8. — Maßstab 5 mm.

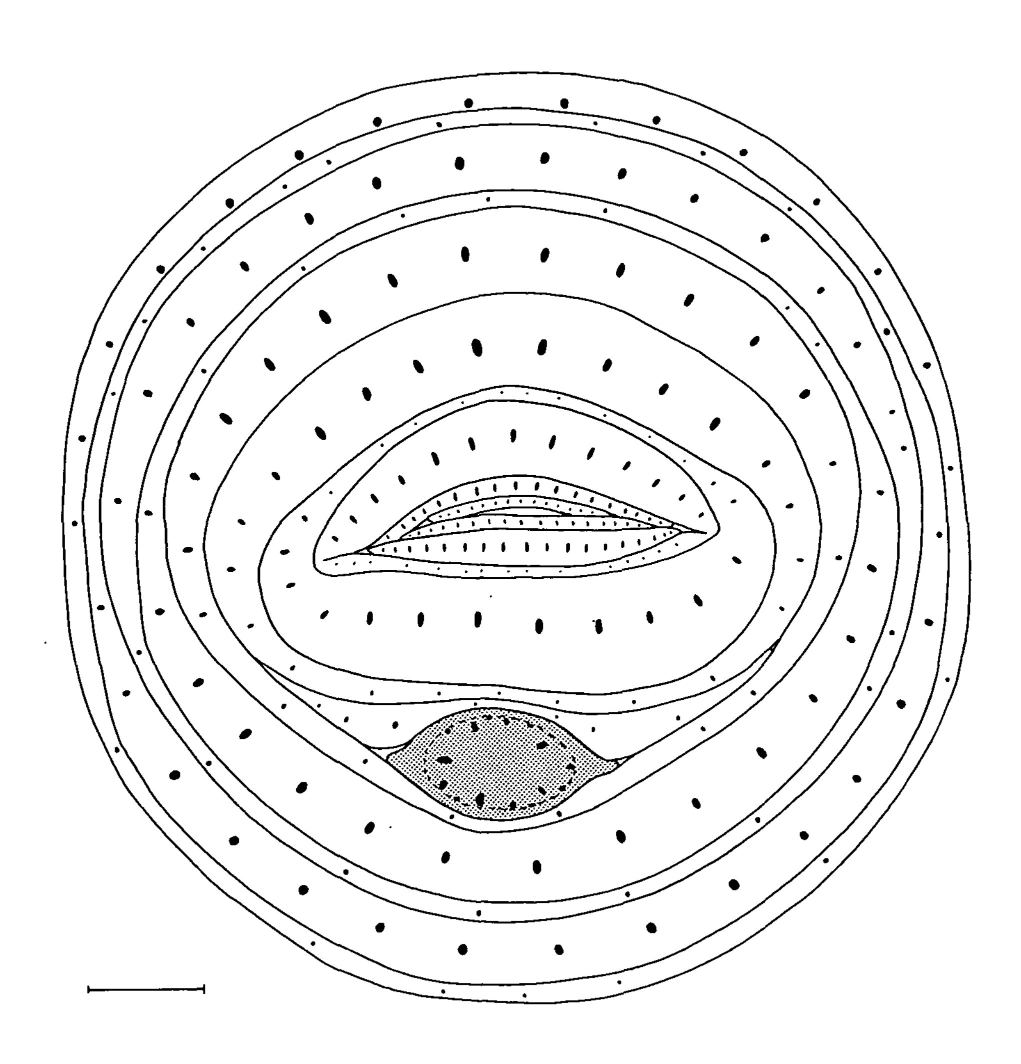


Abb. 14:
Tulbaghia fragrans. Zwiebelquerschnitt am 4.2. — Maßstab 2,5 mm.

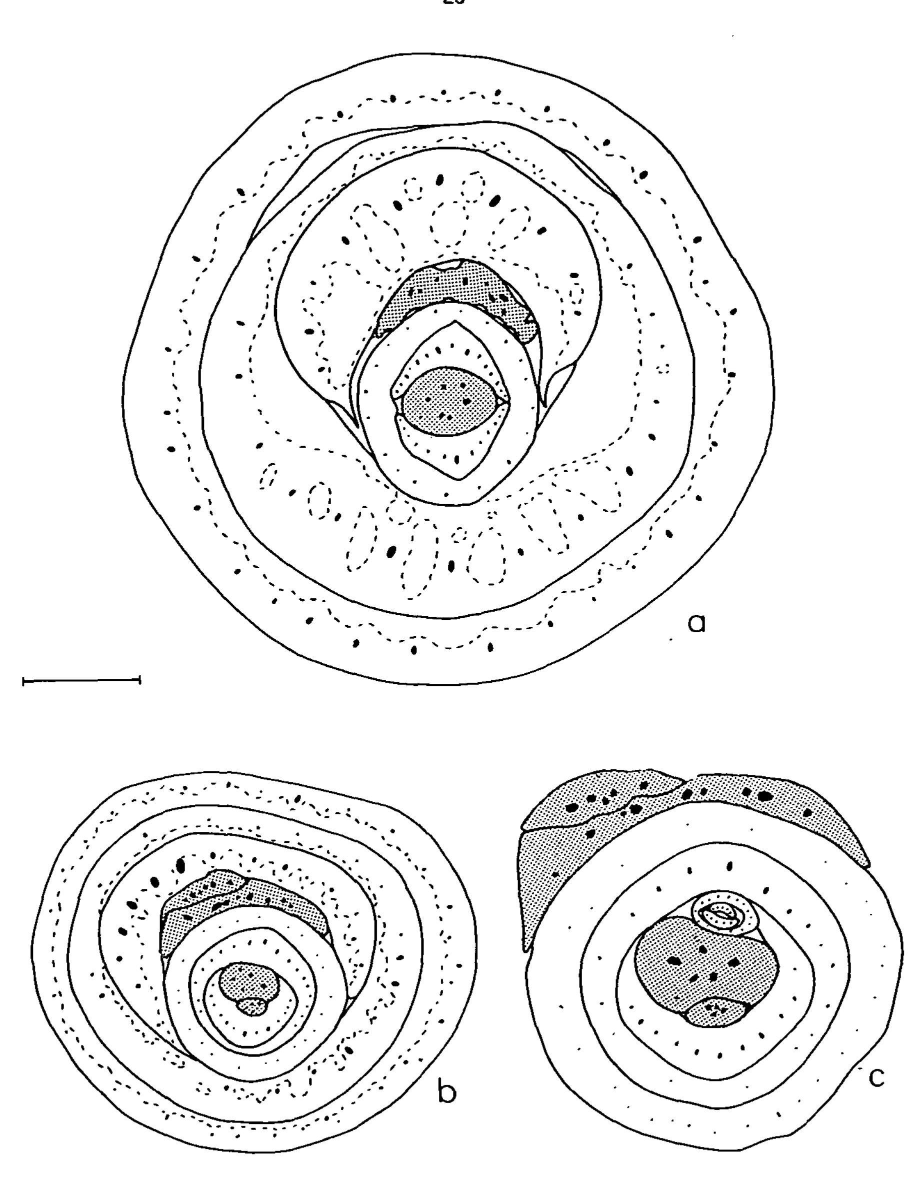


Abb. 15:
a *Galanthus reginae-olgae.* b, c *Galanthus nivalis.* Zwiebelquerschnitte, a am 3.11., b am 4.3. — Maßstab für a und c 2,5 mm, für b 5 mm.

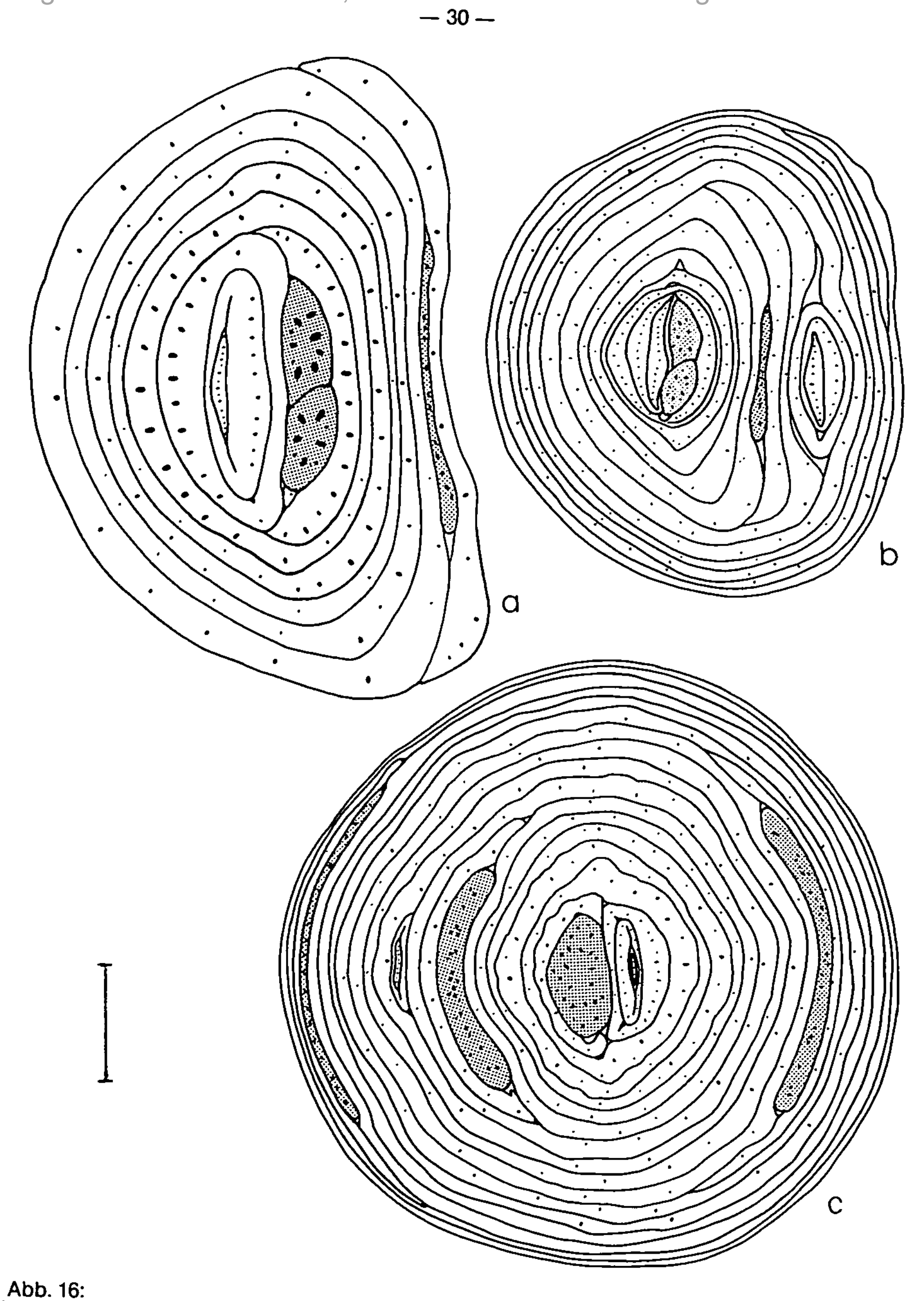


Abb. 16:
a—b *Leucojum vernum*, c *Narcissus poeticus*. Zwiebelquerschnitte, a—b am 16.3., b am 27.5. — Maßstab für a 2,5 mm, für b und c 5 mm.

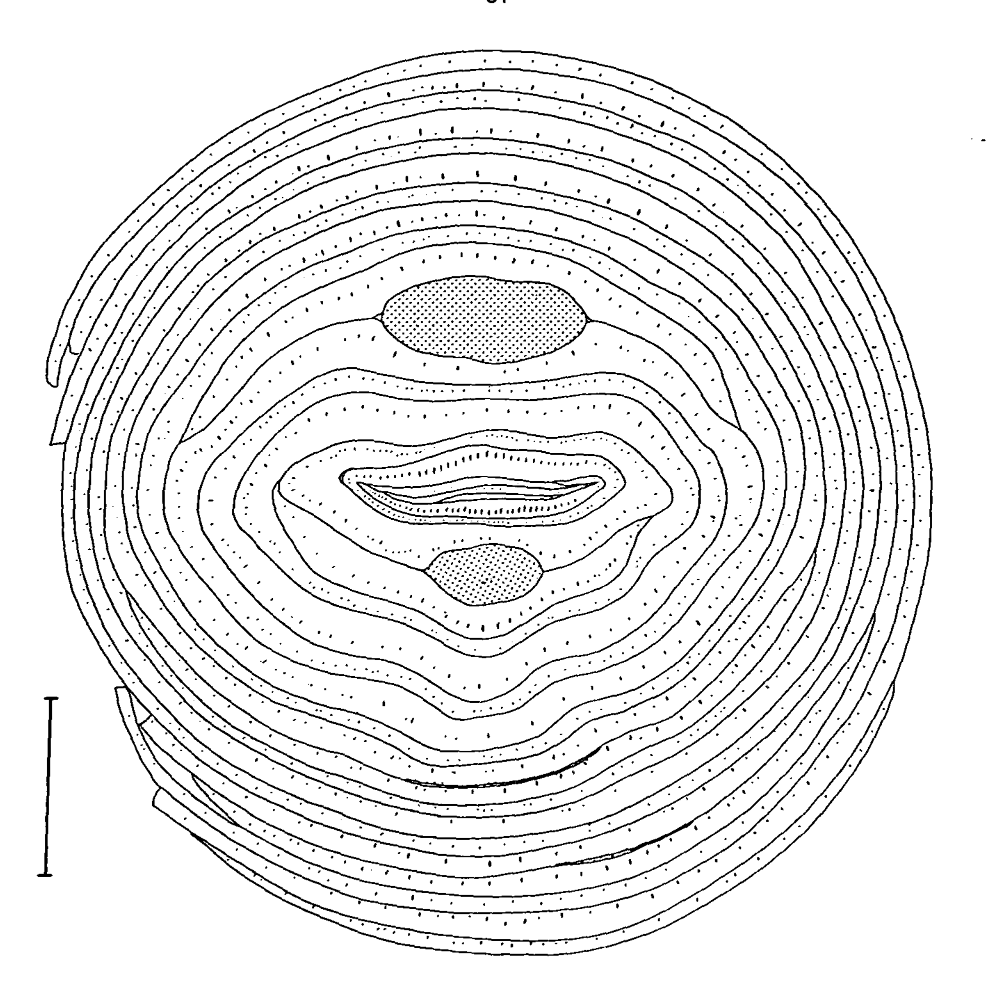


Abb. 17:
Hippeastrum sp. Zwiebelquerschnitt am 16.7. — Maßstab 1,5 cm

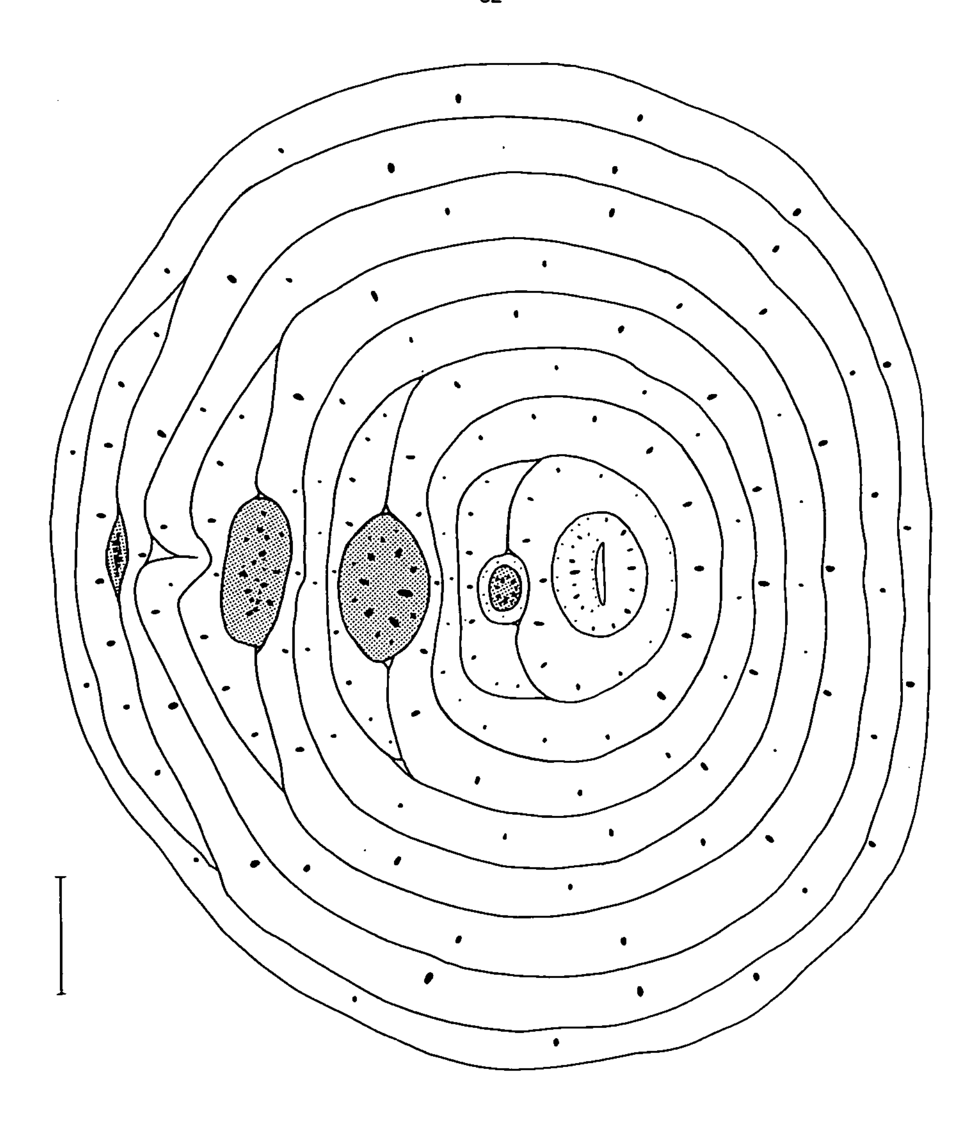


Abb. 18:
Argyropsis candida. Zwiebelquerschnitt am 19.10. — Maßstab 2,5 mm.

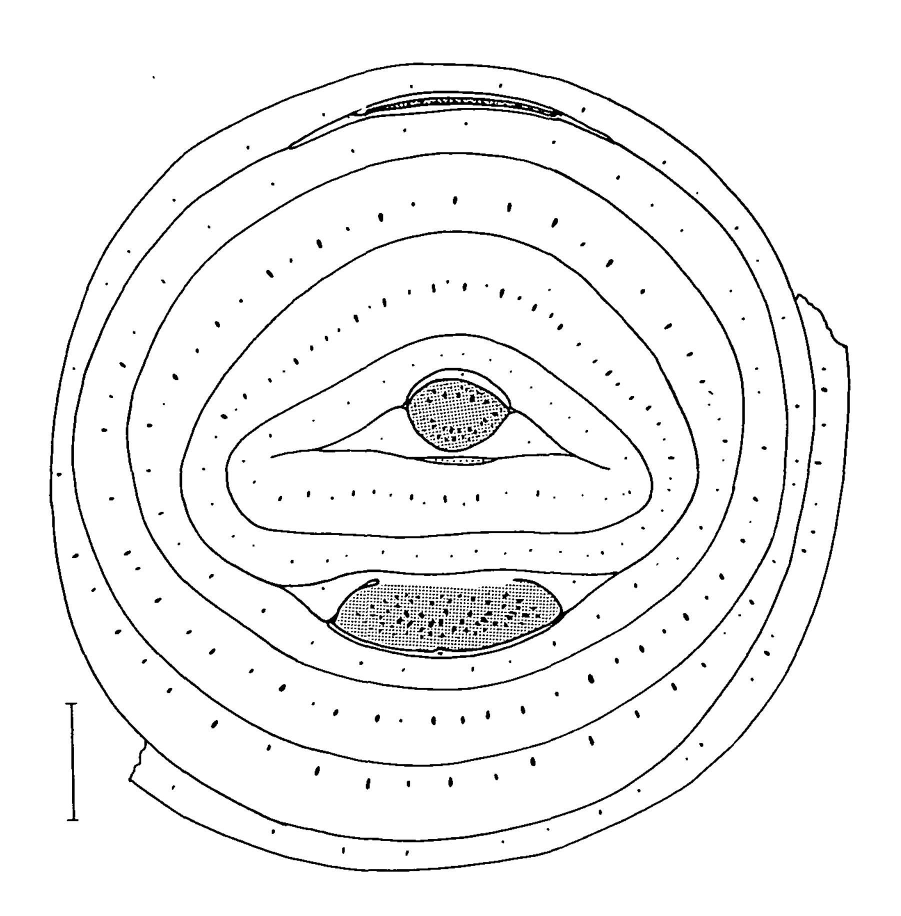


Abb. 19:
Haemanthus albiflos. Zwiebelquerschnitt am 10.1. — Maßstab 5 mm.

Hyacinthaceae

Die Familie der Hyacinthengewächse enthält viele Gattungen. Sie ist u.a. auch hinsichtlich des Zwiebelbaues einigermaßen heterogen. Die beeindruckenden Untersuchungen von IRMISCH (1850, 1863 c, 1879) fanden durch CHOUARD (1926, 1931, 1932), der sich in erster Linie dem Zwiebelbau der Großgattung *Scilla* widmete, eine Fortsetzung. Daß innerhalb dieser Familie noch viel zu tun bleibt, zeigen die Veröffentlichungen von MÜLLER-DOBLIES U. & D. (1981) und SPETA (1979, 1980, 1982 a, b).

Prospero elisae SPETA

Unter dem Namen *Scilla autumnalis* L. versteckt sich eine Anzahl mediterraner Arten, die mit Sicherheit von *Scilla* s. str. als eigene Gattung abgetrennt gehören (SPETA 1982 b).

P. elisae, die schon in Ungarn und in Jugoslawien angetroffen werden kann, blüht im Spätsommer und Herbst, wie alle anderen Arten der Gattung *Prospero* auch. Das besondere dabei ist, daß die Blüten zu den im vorigen Herbst erschienenen Blättern gehören, die unter mediterranem Klima aber spätestens Anfang Mai eingezogen werden. Alle Blätter übernehmen Speicherfunktion und sind bei blühreifen Pflanzen basal frei, also schuppenförmig. Sie bleiben etwa 3 — 4 Jahre am Leben. Auf die Laubblätter folgen Niederblätter, deren Oberteil häutig ist, nur wenig über die Erdoberfläche dringt und hinfällig ist. Sie dienen wahrscheinlich als Knospenschutz. Jährlich werden 1 — 3 Blütenstände gebildet (Abb. 20).

Scilla litardierei BREISTR.

Die Art hat ebenfalls schuppenförmige Zwiebelblätter. Im späteren Frühling erscheint mit den Blättern jährlich ein Blütenstand, der basal Rudimente einer Verzweigung zeigt. Auf ein Niederblatt folgen drei Laubblätter. Die abgebildete Zwiebel hat Blätter aus etwa drei Jahren (Abb. 21 a).

Scilla ingridae SPETA

Schuppenförmige Zwiebelblätter aus etwa drei Jahren bauen die Zwiebel auf. Jährlich folgen auf ca. 3 Niederblätter 4 Laubblätter und 1 — 4 Blütenstände (Abb. 21 b, c).

Ornithogalum umbellatum L.

Die Zwiebel wird aus fleischigen Schuppenblättern gebildet, Basen von Laubblättern, die untereinander verwachsen sind. Die Oberseite der Ränder einer Schuppe ist mit der Unterseite der nächst darunterliegenden verschmolzen. Die Mittelfläche der Innenseite bleibt frei. Das erste Blatt der jungen Zwiebel ist ein Laubblatt (Abb. 22 a). Nur an der Spitze der Zwiebel sind die Blätter frei (Abb. 22 b), sie umschließen den einzigen Blütenschaft. Die Zwiebelblätter leben etwa ein Jahr.

Ornithogalum boucheanum (KUNTH) ASCHERS.

Im Gegensatz zu *O. umbellatum* hat *O. boucheanum* schuppenförmige Zwiebelblätter, die etwa zwei Jahre ihre Funktion ausüben (Abb. 22 c).

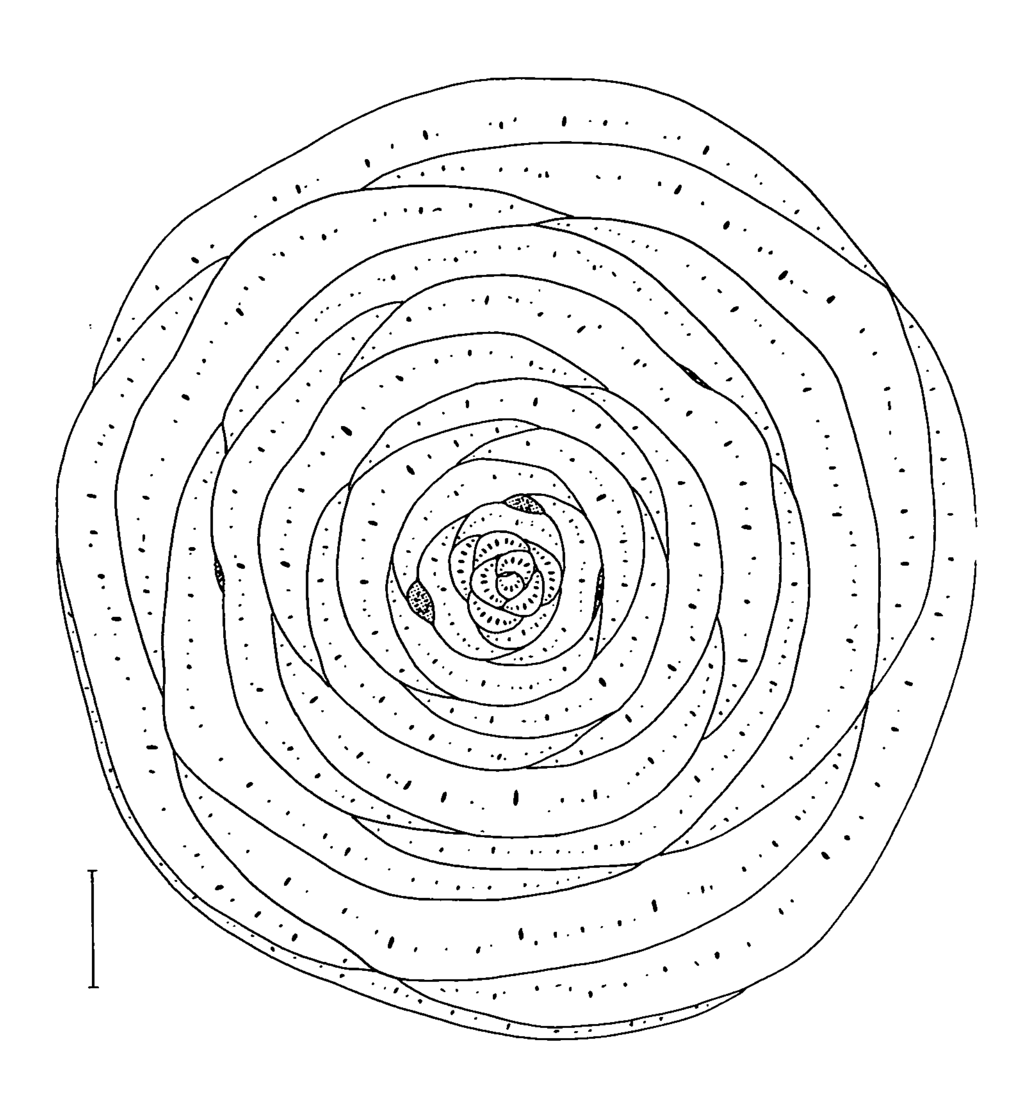


Abb. 20:
Prospero elisae. Zwiebelquerschnitt am 3.10. — Maßstab 2,5 mm.

Hyacinthella millingenii (POST) FEINBR.

Die Zwiebel dieser Art wird nur aus Basen von Laubblättern aufgebaut. Jährlich werden 2 — 3 Laubblätter und 1 — 2 Blütenstände gebildet. Die Zwiebelblätter bleiben etwa 5 Jahre am Leben (Abb. 22 d).

Hyacinthoides non-scripta (L.) CHOUARD

Wie der Querschnitt zeigt, wird jährlich ein Blütenschaft gebildet (Abb. 23 a). Der basale Teil der Blätter verwächst miteinander und hat sich bis zum zweiten Lebensjahr stark gestreckt, sodaß der äußere Teil aus einer kompakten Schale besteht (Abb. 2 b). Die Zwiebelblätter leben zwei Jahre.

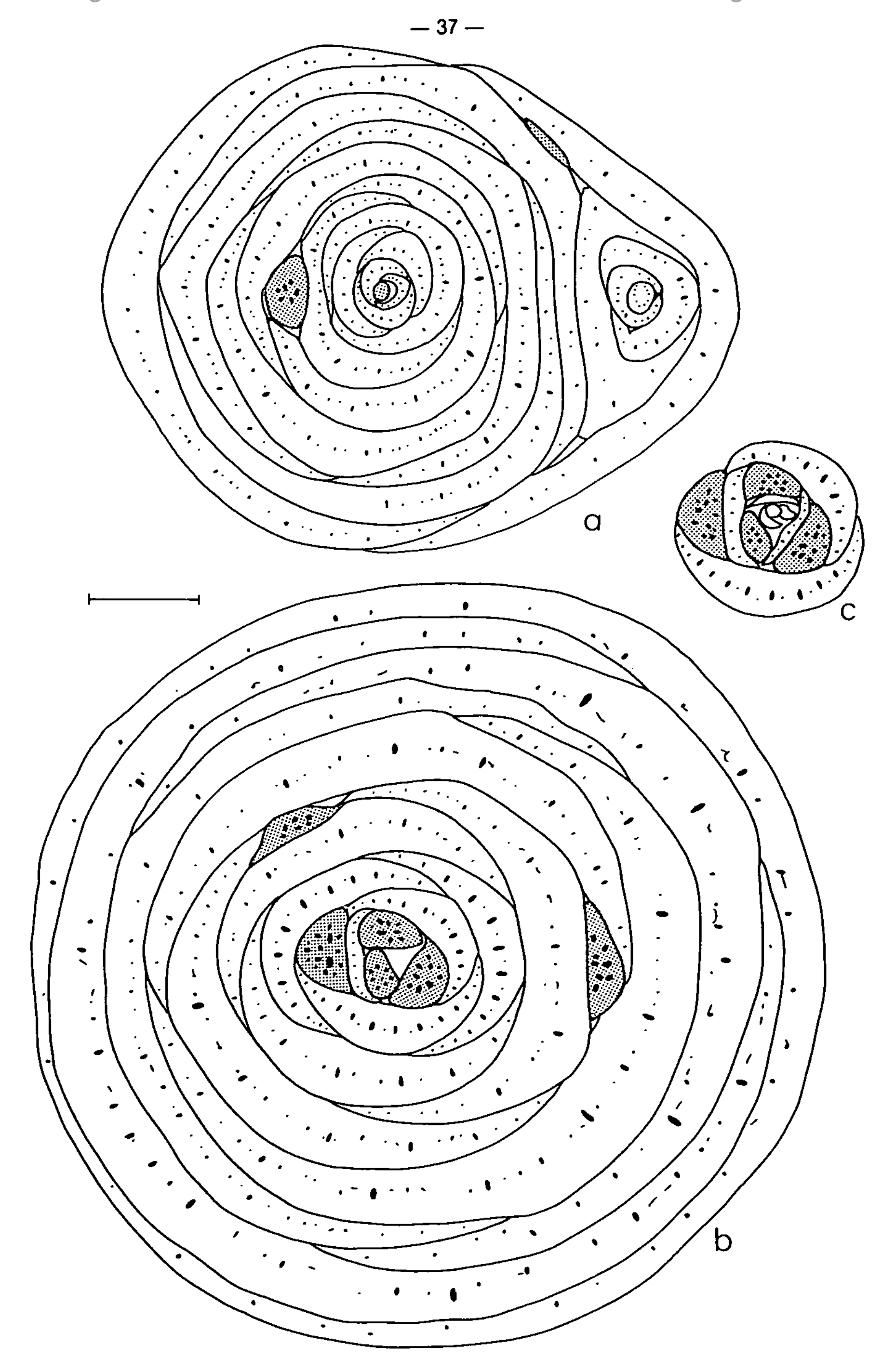
Ledebouria socialis (BAKER) JESSOP

Bei *L. socialis* sind nur Laubblätter vorhanden. In der Achsel eines jeden Blattes könnte ein Blütenstand stehen, der aber von Fall zu Fall frühzeitig verkümmern kann (Abb. 23 c).

Scilla kladnii SCHUR

Diese Art ist mit *S. bifolia* verwandt, hat aber jährlich meist neben dem einen Niederblatt drei Laubblätter und immer nur einen Blütenschaft ausgebildet. Die Zwiebelblätter sind etwa 3 — 4 Jahre am Leben (Abb. 24).

Abb. 21:
a *Scilla litardierei.* b—c *S. ingridae.* Zwiebelquerschnitte, a am 11.8., b—c am 7.4. — Maßstab 2,5 mm.



a
c
b

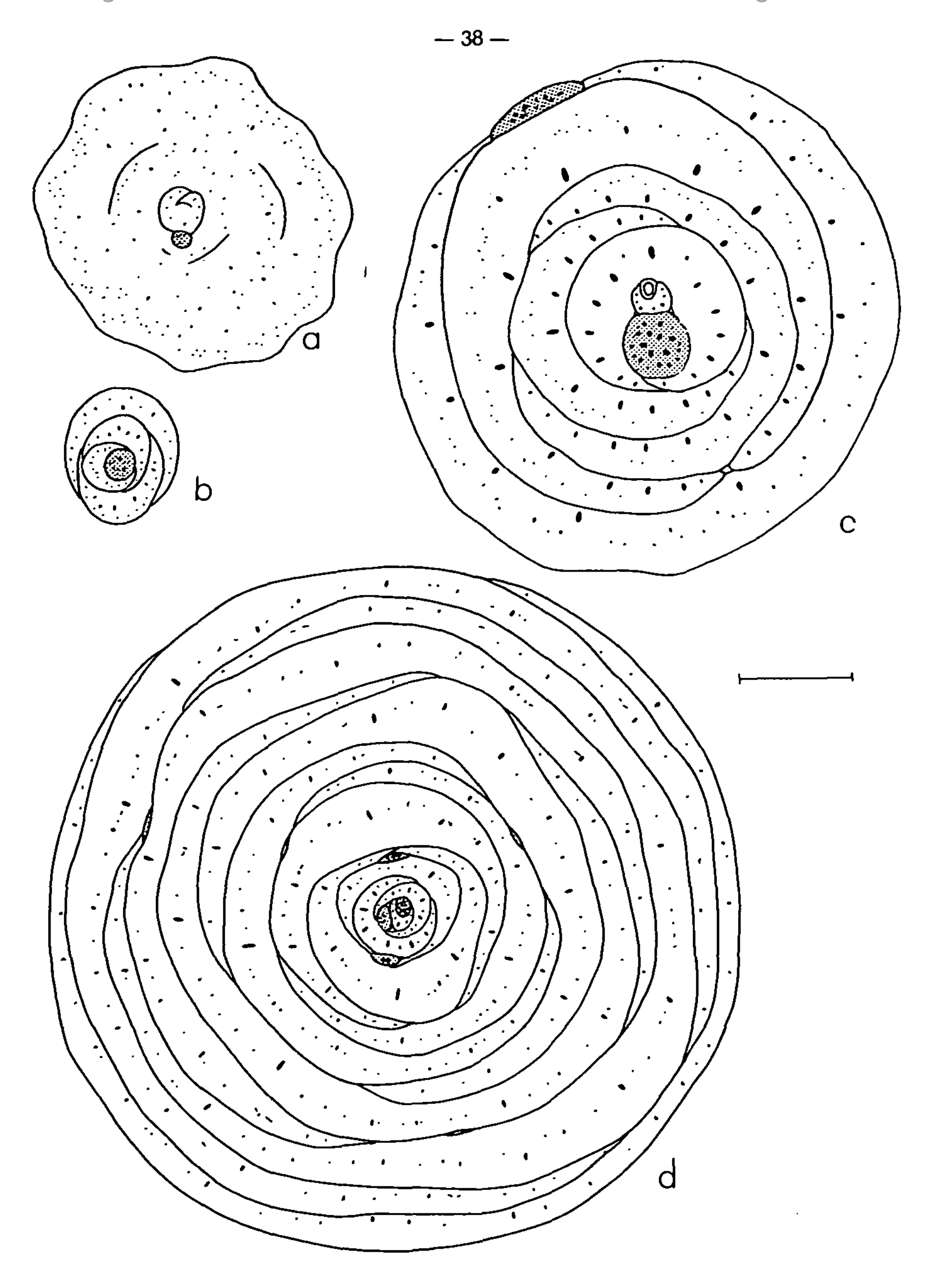


Abb. 22:
a—b *Ornithogalum umbellatum*, triploid, c *O. boucheanum*, d *Hyacinthella millingenii*. Zwiebelquerschnitte, a—b am 15.5., c am 17.5., d am 7.11. — Maßstab für a 5 mm, für b—d 2,5 mm.

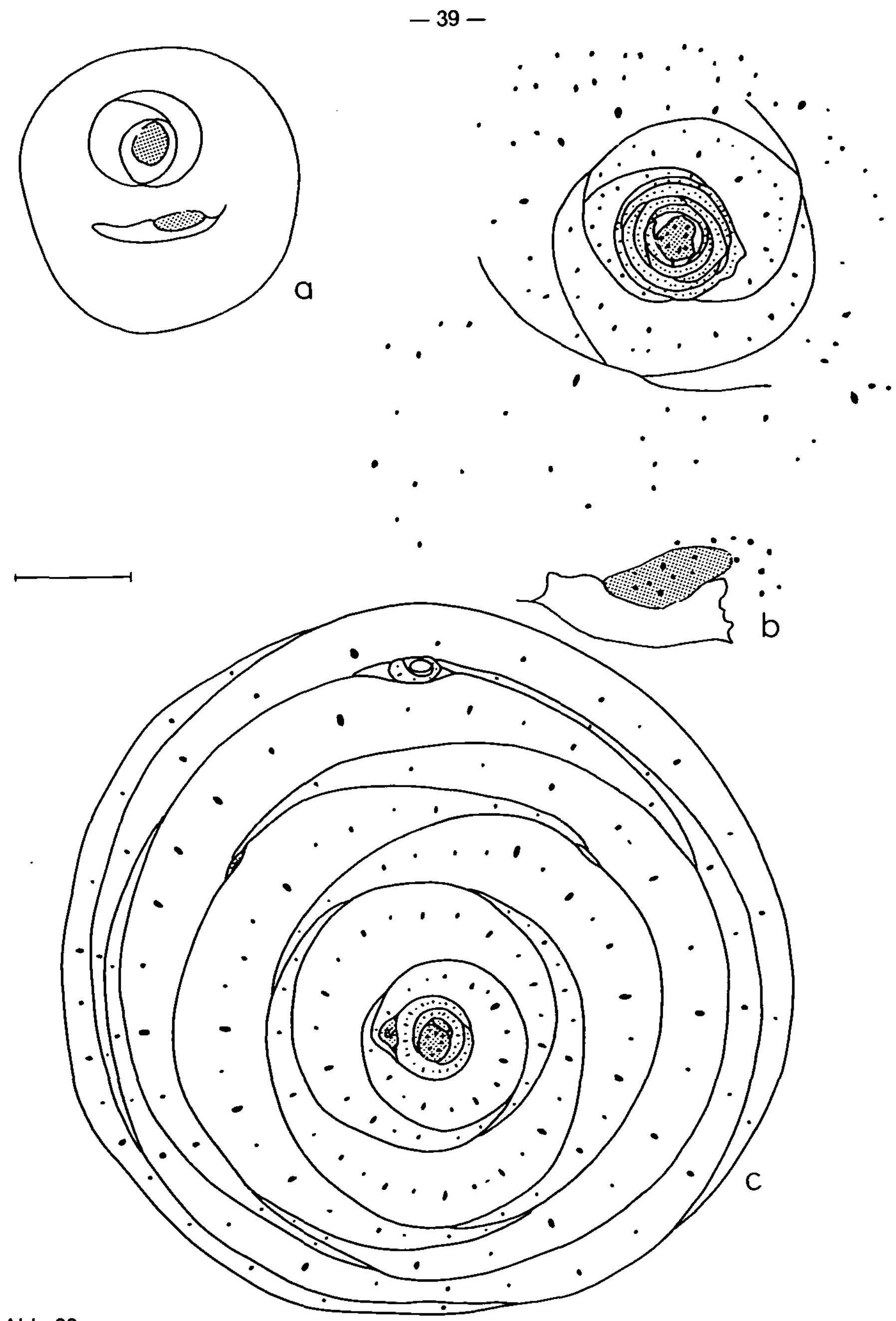


Abb. 23:
a—b *Hyacinthoides non-scripta*, c *Ledebouria socialis*. Zwiebelquerschnitte, a Übersicht, b Ausschnitt, am 12.5., c am 21.11. — Maßstab für b und c 2,5 mm.

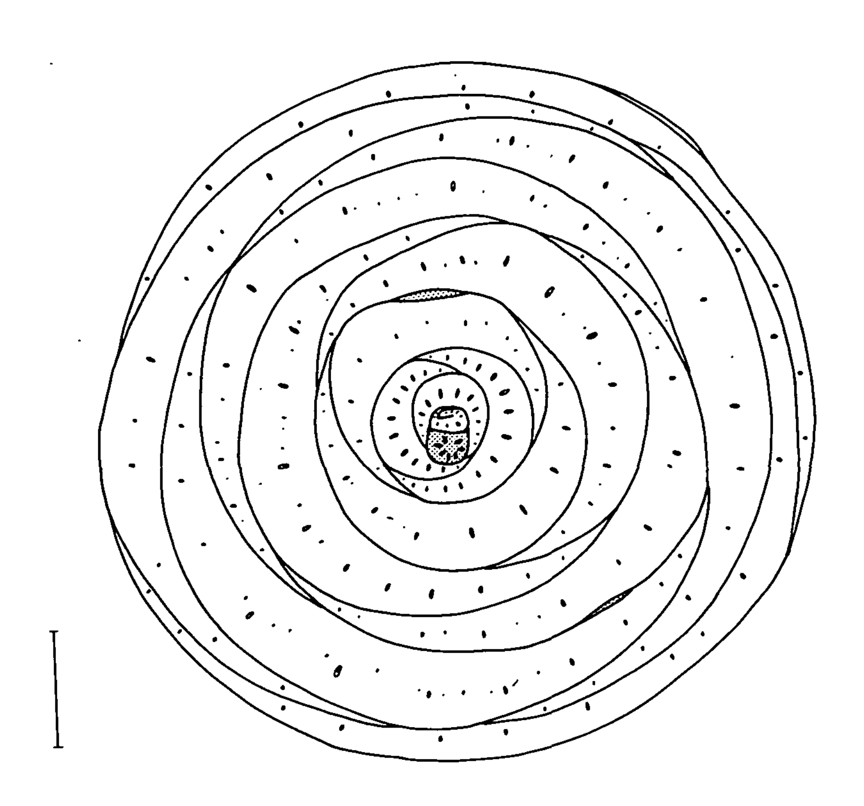


Abb. 24:
Scilla kladnii. Zwiebelquerschnitt am 20.4. — Maßstab 2,5 mm.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit Hilfe von Zwiebelquerschnitten wird auf die versteckte Vielfalt der Zwiebeln hingewiesen. Schnitte durch die Folgeknollen von *Crocus albiflorus* und *Colchicum autumnale* helfen den Unterschied zwischen Knollen und Zwiebeln hervorzuheben.

Zwiebeln entwickelten sich bei einer Reihe von Familien. Bei *Pinguicula heterophylla* (*Lentibulariaceae*) ist die Winterrosette zwiebelähnlich. Eine Aufzählung jener monocotylen Familien, bei denen zwiebeltragende Arten bekannt sind, gibt einen Überblick über die Verbreitung dieses Speicherorgans. Nur bei vier Familien sind sie weitverbreitet und ausschließlich vorhanden. Aus ihrer Mitte wurden Beispiele ausgewählt: *Tulipa* sp., *Fritillaria meleagris, Lilium martagon, Gagea lutea* und *Erythronium dens-canis* (*Liliaceae* s. str.), *Galanthus nivalis, G. reginae-olgae, Leucojum vernum, Narcissus poeticus, Hippeastrum* sp., *Haemathus albiflos* und *Argyropsis candida* (*Amaryllidaceae*), *Allium cepa, A. fistulosum, A. schoenoprasum* ssp. *sibiricum, A. sativum, A. flavum, Agapanthus africanus* und *Tulbaghia fragrans* (*Alliaceae*), *Scilla kladnii, S. ingridae, S. litardierei, Prospero elisae, Ledebouria socialis, Hyacinthoides non-scripta, Hyacinthella millingenii, Ornithogalum umbellatum* und *O. boucheanum* (*Hyacinthaecae*).

LITERATURVERZEICHNIS

ACHVERDOV, A. A. (1955): Biologija nekotorich dekorativnich flori Armenii. — Bjull. Bot. Sada (Akad. Nauk Arm. SSR): **15**: 5—132.

BAUMANN, H. (1982): Die griechische Pflanzenwelt in Mythos, Kunst und Literatur. — Hirmer, München, 252 pp.

BUCHENAU, F. (1891): Über Knollen- und Zwiebelbildung bei den Juncaceen. — Flora **74**: 71—83.

BURNS, W. (1948): Corm and bulb formation in plants, with special reference to the Gramineae. — Trans.Proc.Bot. Soc. Edinburgh **34**: 316—347.

BUXBAUM, F. (1958): Der Morphologische Typus und die Systematische Stellung der Gattung *Calochortus*. — Beitr. Biol. Pflanzen **34**: 405—452.

CHOUARD, P. (1926): Germination et formation des jeunes bulbes de quelques Liliiflores (*Endymion, Scilla, Narcissus*). — Ann. Sci. Nat., Bot., 10. ser., **8**: 299—353.

CHOUARD, P. (1931): Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. - Ann. Sci. Nat. Bot., 10. ser., **13**: 131—323, tt. I—IV.

CHOUARD, P. (1932): *Endymion vincentinus* (HOFFM. et LINK). Remarques sur la phylogénie du genre *Endymion*. — Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 2. ser., **4**: 354—363.

CROCKETT, J. U. (1977): Zwiebelgewächse. — Time-Life-Intern. (Nederland) V. V. 160 pp.

DIMT, G. (1984): Von Tugend und Lastern — Zwiebelpflanzen in der Volkskultur. — Linzer Biol. Beitr. **16**: 105—109.

GHANNAMY, Ursula (1983): Cardenolide aus *Ornithogalum boucheanum* und *O. balansae*. — Diss. Univ. Wien, 191 pp.

GREY-WILSON, Ch. & B. MATHEW (1981): Bulbs. The bulbous plants of Europe and their allies. — Collins, London. 285 pp.

GROVE, A. (1931): Lilies of the *Cardiocrinum* group. — Gard. Chron. **89** (3. ser.): 166—167.

GRUNERT, Ch. (1980): Das Blumenzwiebelbuch: Zwiebel- und Knollengewächse, 3. Aufl. — E. Ulmer, Stuttgart. 319 pp.

HÄFLIGER, E. & F. SPETA (1982): *Liliaceae, Iridaceae.* — In HÄFLIGER E. "Monocot Weeds" **3**: XVII—XXII, 112—132.

IRMISCH, Th. (1850): Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. — Berlin, XXII, 286 pp.

IRMISCH, Th. (1860): Beiträge zur Morphologie der Amaryllideen. — Halle. 76 pp., XII tt.

IRMISCH, Th. (1863 a): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. 1. *Fritillaria montana* HOPPE, *Fr. imperialis* L. und *Lilium Martagon* L. 2. *Erythronium Dens canis* L. 3. *Methonica.* — Abh. Naturf. Ges. Halle **7**: 175—227, tt. I—V.

IRMISCH, Th. (1863 b): Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Pflanzen. *Gagea.* - Bot. Zeitung (Berlin) **21**/17: 137—142. — *Lloydia serotina.* — Bot. Zeitung **21**/21: 161—164, **21**/22: 169—173, tt. V—VI. — *Tulipa.* Bot. Zeitung **21**/23: 177—181, t. VII.

IRMISCH, Th. (1863 c): Einige Bemerkungen über *Scilla autumnalis* und *S. bifolia.* — Z. Gesamten Naturwiss. (Halle) **21**: 433—444, t. II.

IRMISCH, Th. (1864): Beobachtungen an einigen Liliaceen. — Bot. Zeitung (Berlin) **22**: 65—66.

IRMISCH, Th. (1876): Über einige Pflanzen, bei denen in der Achsel bestimmter Blätter eine ungewöhnlich große Anzahl von Sproßanlagen sich bildet. — Abh. Naturwiss. Vereine Bremen **5**: 1—27, tt. I—II.

IRMISCH, Th. (1879): Die Wachsthumsverhältnisse von *Bowiea volubilis* HKR. fil. — Abh. Naturwiss. Vereine Bremen **6**: 433—440, t. V.

KONVIČKA, O. (1983): Knoblauch — eine Gewürz- und Heilpflanze. — Naturwiss. Rundschau (Stuttgart) **38**: 209—215.

LICHT, W. (1983): Zur Systematisierung unterirdischer Sproßachsen. — Wurzelökologie und ihre Nutzanwendung, Intern. Symp. Gumpenstein 1982: 11—20.

MATHEW, B. (1973): Dwarf bulbs. — B. T. Batsford, London. 240 pp.

MATHEW, B. (1978): The larger bulbs. — B. T. Batsford, London. 156 pp.

MÜHLBERG, H. (1963): Wuchstypen mitteleuropäischer Poaceen. — Diss. Univ. Halle, 166 pp.

MÜHLBERG, H. (1965): Wuchsformenstudien in der Familie *Poaceae.* Die Wuchsformen der mitteldeutschen *Poa*-Arten. — Feddes Repert. **71**: 188—217.

MÜLLER-DOBLIES, D. (1971): *Galanthus* ist doch sympodial gebaut! — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **84**: 665—682.

MÜLLER-DOBLIES, D. (1975): Die zeitliche Korrelation von Laub- und Blütenentfaltung bei den *Amaryllidoideae.* — Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bern **85**: 161—178.

MÜLLER-DOBLIES, D. (1977): Über den geometrischen Zusammenhang der monochasialen Verzweigungen am Beispiel einiger Liliifloren. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **90**: 351—362.

MÜLLER-DOBLIES, D. & Ute MÜLLER-DOBLIES (1978 a): Zum Bauplan von *Ungernia*, der einzigen endemischen Amaryllidaceen-Gattung Zentralasiens. — Bot. Jahrb. Syst. **99**: 249—263.

MÜLLER-DOBLIES, D. & Ute MÜLLER-DOBLIES (1978 b): Studies on tribal systematics of *Amarylloideae*. 1. The systematic position of *Lapiedra* LAG. — Lagascalia **8**: 13—23.

MÜLLER-DOBLIES, Ute & D. MÜLLER-DOBLIES (1981): Über Verbreitung und Morphologie der *Ornithogalum*-Arten mit Zebrastreifung (*Liliaceae*) des südlichen Afrika. — Willdenowia **11**: 54—67.

NAIDIS, Iphigenia (1982): Inhaltsstoffe der Gattung *Urginea*. — Diplomarbeit Univ. Wien, 61 pp.

PATE, J. & DIXON (1982): Tuberous, cormous and bulbous plants. Biology of an adaptive strategy in Western Australia. — Univ. Western Australia Press., Nedlands. 268 pp.

PHILLIPS, R. & M. RIX (1983): Das Kosmosbuch der Zwiebel- und Knollenpflanzen. — Stuttgart: Franckh.

PRISZTER, Sz. (1974): Hagymás kerti virágok. Vadon is élö télálló hagymás-gumós disznövények (Gartenzwiebelpflanzen. Wildwachsende winterharte Zwiebel- und Knollenzierpflanzen). — Budapest: Mezögazdasági Kiadó. 220 pp., 8 Farbtafeln.

REES, A. R. (1972): The growth of bulbs. — London & New York: Academie Press, 291 pp.

REYNOLDS, G. W. (1966): The Aloës of Tropical Africa and Madagascar. — Mbabane, 537 pp.

RIMBACH, A. (1895 a): Zur Biologie der Pflanzen mit unterirdischem Sproß. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **13**: 141—155, t XIV.

RIMBACH, A. (1895 b): Jahresperiode tropisch-andiner Zwiebelpflanzen. — Ber. Deutsch. Bot. Ges. **13**: 88—93.

RYDBERG, P. A. (1903): Some generic segregations. — Bull. Torrey Bot. Club **30**: 271—281, t. 13—14.

SCHACHT, W. (1955): Blumenzwiebeln für Garten und Heim. — E. Ulmer, Stuttgart. 171 pp.

SCHLITTLER, J. (1955): Vorläufige Mitteilung über die organphylogenetischen Zusammenhänge der wichtigsten Grundgestalten bei den Monokotyledonen mit spezieller Berücksichtigung der Liliaceen und einige Bemerkungen zu deren Systematik. — Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich **100**: 182—193.

SPETA, F. (1979): Zur Systematik und Karyologie von *Bellevalia hyacinthoides* (BERTOL.) K. PERSSON & WENDELBO (= *Strangweia spicata* BOISS., *Liliaceae* s.l.). — Linzer Biol. Beitr. **11**: 245—266.

SPETA, F. (1980): Karyosystematik, Kultur und Verwendung der Meerzwiebel (*Urginea* STEINH., *Liliaceae* s. l.). — Linzer Biol. Beitr. **12**: 193—238.

SPETA, F. (1981): Bemerkungen über die Familie *Hyacinthaceae* J. AGARDH. — Linzer Biol. Beitr. **13**: 79—80.

SPETA, F. (1982 a): Über die Abgrenzung und Gliederung der Gattung *Muscari*, und über ihre Beziehungen zu anderen Vertretern der *Hyacinthaceae*. — Bot. Jahrb. Syst. **103**: 247—291.

SPETA, F. (1982 b): Die Gattungen *Scilla* L. s. str. und *Prospero* SALISB. im Pannonischen Raum. — Veröffentl. Intern. Clusius-Forschungsges. Güssing **5**: 1—19.

SPETA, F. (1984 a): Zwiebeln — versteckte Vielfalt in einfacher Form. Natur- und kulturgeschichtliche Betrachtung von Zwiebelpflanzen. — Aktuelle Ber. Oberösterr. Landesmuseum **35**: 2—3.

SPETA, F. (1984 b): Über Oberösterreichs wildwachsende Laucharten (*Allium* L., *Alliaceae*). Linzer Biol. Beitr. **16**: 45—81.

TROLL, W. (1964): Die Infloreszenzen. 1. Bd. — Jena

ZEYBEK, U. (1983): Über die Alkaloide verschiedener *Galanthus*-Arten. — Diss. Univ. Wien, 154 pp.

Anschrift des Verfassers:

Doz. Dr. Franz Speta
Museumstraße 14
A-4010 Linz